

## Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse.

Von Prof. Dr. **Julius Wiesner.**

(Mit 1 Tafel.)

Die Erscheinung der herbstlichen Entlaubung der Laubhölzer ist oftmals schon zum Gegenstande der Untersuchung gemacht worden. Das auffällige der Erscheinung und das mannigfache Interesse, welches sich an sie knüpft, lassen es auch nicht anders erwarten. Obwohl sich nun aber hervorragende Physiologen, wie Du Hamel, Vrolik, De Candolle, u. s. w. mit dieser Frage beschäftigten, ist deren Lösung doch nicht gelungen.

Es wird mir wohl erlassen sein, die Geschichte der Erforschung des Laubfalles zu erörtern, da H. v. Mohl, dem wir die einzige gründliche Arbeit über diesen Gegenstand verdanken, dieselbe — wenigstens in ihren Hauptzügen — in einer unten citirten Arbeit mit der ihm eigenthümlichen Klarheit mitgetheilt, die Unrichtigkeit aller Erklärungsversuche gründlich widerlegt, und die wenigen, in einzelnen hierauf bezüglichen Arbeiten enthaltenen, richtig beobachteten Thatsachen namhaft gemacht hat.

Nur einer einzigen, von Schacht<sup>1</sup> herrührenden Erklärung des Laubfalles möchte ich, obschon deren Unrichtigkeit von H. v. Mohl dargethan wurde, hier Erwähnung thun, weil sich selbe, ganz unverdient, Geltung zu verschaffen wusste, und noch jetzt in Lehr- und Handbüchern, trotz der gründlichen Arbeit v. Mohl's, oft als die einzig richtige hingestellt wird. Schacht

---

<sup>1</sup> Anatomie und Physiologie der Gewächse. II. p. 136. — Der Baum p. 166.

behauptet, dass sich im Blattgrunde vor dem Abfalle eine Korkschichte bildet, welche den Saftwechsel zwischen Blatt und Stamm hemmt, und das allmählig vertrocknende Blatt zum Abfalle zwingt. Bei manchen Holzpflanzen kömmt es nun allerdings, wie v. Mohl dargelegt hat, an dem bezeichneten Orte zur Bildung eines Periderms, aber, wie v. Mohl mit Recht bemerkt, fehlt dasselbe ebenso häufig als es vorkömmt. Es könnte also diese Korkschichte unmöglich in allen Fällen das Abwerfen der Blätter zur Folge haben. Aber selbst in den Fällen, in denen dieses Periderm vorkömmt, ist es, wie v. Mohl zeigte, nicht die Stelle der Ablösung. Dass die Hemmung der Saftcirculation nicht gerade zum Abfalle des Blattes führen muss, zeigen uns zahlreiche krautige Pflanzen, z. B. *Centaurea jacea*. Hier stehen oft völlig vertrocknete Blätter an völlig frischen Stengeln, sind aber mit den Gefässbündeln so fest den letzteren eingefügt, dass es nicht zum Abfalle dieser Blätter kommen kann. — Schacht hat (Der Baum p. 166) noch eine zweite, von v. Mohl nicht weiter berücksichtigte Ursache des Laubfalles namhaft gemacht, welche an solchen Holzgewächsen, die ihre Blätter im noch grünen Zustande abwerfen<sup>1</sup> vorkommen, und die darin bestehen soll, dass ein plötzliches Absterben der Zellen des Blattgelenkes durch Kältewirkung eintritt und das Blatt zum Abfalle zwingt. Da der Vorgang dieses Absterbens durch Kälte nicht näher geschildert wurde, der Autor zudem das Entstehen jener von v. Mohl entdeckten Gewebsschichte, in der unter allen Umständen sich die Ablösung des Blattes vollzieht, gänzlich übersehen hat, so kann man mit aller Bestimmtheit annehmen, dass jenem Forscher der Vorgang der herbstlichen Entblätterung völlig dunkel geblieben ist.

Wie schon im Eingange erwähnt wurde, ist H. v. Mohl der einzige, welcher eine gründliche Untersuchung über den Laubfall anstellte<sup>2</sup>, die in der Geschichte der Erforschung dieses Gegen-

---

<sup>1</sup> Schacht nennt als Repräsentanten der Gewächse, welche grüne Blätter abwerfen, *Syringa*. Die Blätter der *Syringa*-Arten fallen aber wohl ebenso häufig, ja häufiger vergilbt, ab. Nur bei rasch hereinbrechendem Frost lösen sich die Blätter des Flieders und sehr vieler anderer Holzgewächse im grünen Zustande vom Stamme ab.

<sup>2</sup> H. v. Mohl, Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Botan. Zeit. 1860. p. 7 ff.

standes gewiss immer als bahnbrechend genannt werden wird. — Mohl hat an zahlreichen Holzgewächsen in der gründlichsten Weise gezeigt, dass sich einige Zeit vor der Ablösung des Blattes vom Stamme nahe am Grunde des Blattstieles eine aus zarten Parenchymzellen bestehende Gewebsschichte, die er Trennungsschichte nannte, bildet, in welcher es ausnahmslos zur Lösung des Blattes kömmt. Die Zellen der Trennungsschichte führen Eiweisskörper und meist auch sehr kleine Stärkekörnchen. Die Wände dieser Zellen sind überaus zart. Die Trennungsschichte hebt sich von den umliegenden Gewebsschichten in Folge grösserer Transparenz ab. Die Gefässbündel sollen nach v. Mohl zur Zeit der Bildung der Trennungsschichte und überhaupt im abfallenden Blatte keinerlei Veränderungen erfahren und sollen während der Ablösung der Blätter abreißen.

Es ist wohl einleuchtend, dass — wenn ich mich bildlich ausdrücken darf — die Einschiebung einer zarten Gewebsschichte mitten durch starrwandige Gewebe, deren Zusammenhang lockern muss. Man sollte also vermuthen, dass die Zellen der Trennungsschichte zerreißen und es so zur Ablösung des Blattes kömmt. Aber H. v. Mohl hat selbst auf das nachdrücklichste hervorgehoben, dass unter gewöhnlichen Verhältnissen, d. h. wenn nicht rasch hereinbrechender Frost die Zellen der Trennungsschichte zersprengt, die Ablösung in der Weise erfolgt, dass sich die Zellen in der Trennungsfläche mit ganz unverletzten Membranen von einander abheben. Eine solche Loslösung der Zellen von einander wird aber durch den einen geltend gemachten Umstand, dass diese Zellen jugendliche, dünnwandige sind, keineswegs erklärlich. Denn dass Zellen, weil sie eben jugendlich sind, sich von einander trennen sollen, geht keineswegs aus unseren Erfahrungen hervor, wenn wir auch zugeben müssen, dass derartige Zellen schon durch ganz schwache chemische Mittel aus dem Verbande gebracht werden können, und dass auch rein mechanische Trennungen in jugendlichen Geweben z. B. bei der Entstehung von Intercellularräumen, stattfinden können. H. v. Mohl hat das unbestrittene Verdienst, die Trennungsschichte mit allen ihren Eigenthümlichkeiten entdeckt, also den Ort aufgefunden zu haben, an welchem die Ablösung der Blätter sich vollzieht. Aber welche Umstände in dieser

Schichte die Trennung herbeiführen, deren unmittelbare Folge die Ablösung des Blattes ist, hat er nicht erörtert. Wohl darf ich aber an dieser Stelle nicht unerwähnt lassen, dass v. Mohl bei Blättern, welche durch Frost abgeworfen wurden, manchmal durch Eisbildung zerrissene Zellen in den beiden Ablösungsflächen gesehen hat.

Während ich die Bildung der Trennungsschichte und die Loslösung des Blattes in derselben als über jeden Zweifel erhaben zugeben muss, nachdem ich beides an allen von mir untersuchten Holzgewächsen, unter denen zahlreiche von Mohl nicht untersuchte sich befanden, bestätigt fand; kann ich Mohl's Behauptung, als würden die Gefässbündel zur Zeit des Laubfalles einfach abbrechen, nicht ganz zustimmen, ja muss ihr für alle jene Fälle der Blattablösung, in denen die Wirkung rasch hereinbrechender Kälte nicht betheiligt ist, die Richtigkeit absprechen. Es ist allerdings nicht zu läugnen, dass die Bildung der Trennungsschichte den Zusammenhang zwischen Blatt und Stamm lockert; allein man vergesse nicht an die feste Verbindung, welche die Gefässbündel eines lebenden Blattes zwischen diesem und dem Stamme herstellen. Wenn man an kräftig vegetirenden Blättern, in denen es noch nicht zur Bildung einer Trennungsschichte gekommen ist, sorgfältig, ohne Verletzung der Gefässbündelgewebe, Oberhaut und Parenchym durchschneidet, so kann man sich sehr leicht überzeugen, dass eine bedeutende mechanische Kraft nöthig ist, um das Blatt vom Stamme loszulösen. Nun sieht man im Herbste auch Blätter abfallen, die an völlig windgeschützten Stellen stehen, man sieht in Gewächshäusern denselben Process sich vollziehen, also an Orten, wo äussere mechanische Kräfte, die das Abbrechen der Gefässbündel zur Folge haben könnten, gar nicht wirksam sind. Es ist also nicht gut denkbar, dass die Gefässbündel, nach Bildung der parenchymatischen Trennungsschichte, einfach abbrechen. Es muss zum mindesten für alle jene Fälle, in denen die Wirkung mechanischer Kräfte, die ein Abbrechen oder Abreissen der Gefässbündel bewirken könnten, ausgeschlossen ist, das Zustandekommen der Abtrennung der Gefässbündel auf eine andere als in der von Mohl angegebenen Weise erfolgen. Wir sehen schon von vornherein drei Möglichkeiten vor uns: Die Zellwände des Gefässbündels können vor Abfall des Blattes



eine molekulare oder eine chemische Veränderung erleiden, durch welche ihre Festigkeit vermindert wird; es können aber auch organische Veränderungen stattfinden, ähnlich so wie im Parenchym des Blattstieles, wo es zur Bildung der Trennungsschichte kömmt. Eine molekulare Veränderung in den Zellwänden des Gefässbündels ist von vornherein sehr unwahrscheinlich. Ob hier chemische Veränderungen stattfinden, welche die Festigkeit des Gewebes vermindern, ein etwa dem Morschwerden des Holzes vergleichbarer Process in den Blattgefässbündeln an der Trennungsstelle statt hat, könnte ich nicht in Abrede stellen, da ich die Methode nicht zu finden vermochte, welche diese Frage zur Lösung bringen könnte. Es scheint mir aber, dass für den Fall, als eine solche Veränderung wirklich einträte, selbe für die Ablösung des Gefässbündels nicht viel zu bedeuten hätte. Ich werde nämlich unten zeigen können, dass zur Zeit, in welcher sich im Blattgrunde die Trennungsschichte ausbildet, innerhalb des Bereichs derselben im Gefässbündel organische Veränderungen sich vollziehen, welche den Laubfall beschleunigen, und die mir auch die Lostrennung der Gefässbündel genügend zu erklären scheinen.

Nach der eben gegebenen Auseinandersetzung knüpfen sich an Mohl's wichtige Entdeckung zunächst zwei Fragen: 1. Welche Vorgänge führen in der Trennungsschichte zur Ablösung der Parenchymzellen? 2. Welche Veränderungen erfährt das Blattgefässbündel zur Zeit des Blattabfalles, und welche Umstände rufen deren Abtrennung hervor?

Die vorliegende Abhandlung soll sich jedoch nicht blos mit der Beantwortung dieser beiden Fragen beschäftigen. Man weiss bis nun allerdings, dass die klimatischen Einflüsse die Lebensdauer der Blätter verkürzen und verlängern können, und es ist auch von vornherein schon klar, dass diese Einflüsse die ersten Ursachen des Laubfalles bilden. Es liegt aber bis jetzt keine einzige, irgend wie auf Wissenschaftlichkeit Anspruch machende Experimentaluntersuchung vor, welche uns Rechenschaft geben würde über die Beziehungen, die z. B. zwischen Licht und Wärme, ferner Transspiration, Wurzelkraft u. s. w. einerseits und dem Laubfalle andererseits existiren.

In den nachfolgenden Zeilen will ich versuchen, nicht nur die beiden oben bereits präcisirten Fragen zu beantworten, sondern auch die den Laubfall verursachenden Veränderungen im sogenannten Blattgelenke theils auf die uns bekannten in der Pflanze thätigen Kräfte, theils auf die Wirkung äusserer Einflüsse zurückzuführen, und auch die Erscheinungen des Absterbens der Blätter zu erörtern.

### I. Die Lebensdauer der Laubblätter und der Nadeln der Coniferen.

Dass die grünen Blattorgane der Holzgewächse länger leben als die Blätter krautiger Pflanzen, ist hinlänglich bekannt. Es wird wohl auch von niemanden behauptet werden können, dass das Leben der alljährlich abfallenden Laubblätter genau stets eine Vegetationsperiode, das der wintergrünen Gewächse genau zwei und mehr Vegetationsperioden hindurch währt, sondern dass auch bei den Holzpflanzen sich eine ähnliche Verschiedenartigkeit in der Lebensdauer der Blätter, ähnlich wie bei den krautigen Pflanzen zeigt.

Aus den bis jetzt schon angestellten phänologischen Beobachtungen kann man allerdings beiläufig entnehmen, dass die Blätter verschiedener Holzgewächse, selbst an einem und demselben Beobachtungsorte eine verschiedene Dauer haben. Aber die phänologischen Daten beziehen sich nicht auf bestimmte Beobachtungsblätter, sondern auf die Laubmasse eines oder mehrerer Bäume, zudem enthalten die phänologischen Aufzeichnungen nichts über die Lebensdauer der Blätter wintergrüner Gewächse. Die nachfolgenden Daten, aus directen Beobachtungen bestimmter Blätter hervorgegangen, dürften mithin ein besseres Bild von der Dauer der Laubblätter und Coniferennadeln geben, als die phänologischen Aufzeichnungen.

Sämmtliche Beobachtungen wurden in diesem Jahre (1871) im botanischen Garten der Mariabrunner Forstakademie vorgenommen. Die Dauer des Blattes wurde abgeleitet aus der Beobachtung des Erscheinens der Blattfläche und der Ablösung des Blattstieles. Alle Beobachtungsblätter waren gut belichtet und standen an kräftigen Gewächsen.

Beobachtungspflanze	Alter des Blattes in Tagen
<i>Gleditschia horrida</i> . . . . .	107
<i>Amorpha fruticosa</i> . . . . .	129
<i>Ailanthus glandulosa</i> . . . . .	134
<i>Morus alba</i> . . . . .	136
<i>Hibiscus syriacus</i> . . . . .	145
<i>Aesculus macrostachys</i> . . . . .	169
<i>Rhamnus frangula</i> . . . . .	174
<i>Berberis vulgaris</i> . . . . .	193
<i>Ligustrum vulgare</i> . . . . .	205

An einem und demselben Laubgewächs dauern die Blätter verschieden lange, die lichtständigen bedeutend länger als die schattenständigen, da die letzteren sich nicht nur später entwickeln, sondern auch früher abfallen. Die verschiedene Dauer der Blätter eines und desselben Baumes oder Strauches ergibt sich aus folgenden Daten:

Beobachtungspflanze	Alter der Blätter in Tagen	Differenz
<i>Ptelea trifoliata</i> . . . . .	143—157	14
<i>Amorpha fruticosa</i> . . . . .	111—129	18
<i>Tilia parvifolia</i> . . . . .	129—173	44
<i>Betula alba</i> . . . . .	136—191	55
<i>Acer platanoides</i> . . . . .	138—193	55

An Holzgewächsen, welche einen sogenannten zweiten Safttrieb aufweisen, z. B. Eichen, ergeben sich noch viel bedeutendere Differenzen im Lebensalter der Blätter eines und desselben Baumes.

Die Nadeln der Coniferen erreichen nach meinen Beobachtungen ein Alter von 1—10 Jahren. H. v. Mohl hat aber auch frische Tannennadeln, die von 11jährigen Trieben stammten, also ein Alter von 11 Jahren hatten, beobachtet. Die Nadeln der Lärche werden, wie bekannt, alljährlich im Herbst abgeworfen; aber auch fast an allen anderen Nadelbäumen werden einige einjährige Nadeln abgeworfen; die Mehrzahl der Nadeln fällt erst in den späteren Jahren. Die Grösse des Abfalls der Nadeln

in den aufeinanderfolgenden Jahrestrieben ergibt sich aus nachstehenden Tabellen:

### 1. *Pinus laricio.*

Dauer der Nadeln 2—7 Jahre.

a) Beobachtung an einem 7jährigen gut belichteten Zweig <sup>1</sup>.

	Angelegte Nadelpaare	Vorhandene Nadelpaare	Abfall <sup>2</sup>
I (1jähriger Trieb) . . . . .	18	18	0 Proc.
II (2jähriger „ ) . . . . .	23	22	4·3 „
III (3jähriger „ ) . . . . .	60	30	50·0 „
IV (4jähriger „ ) . . . . .	72	19	73·6 „
V (5jähriger „ ) . . . . .	66	7	89·4 „
VI (6jähriger „ ) . . . . .	150	8	94·6 „
VII (7jähriger „ ) . . . . .	112	0	100 „

b) Beobachtung an einem 8jährigen, ebenfalls gut belichteten Zweig.

	Angelegte Nadelpaare	Vorhandene Nadelpaare	Abfall
I . . . . .	69	69	0 Proc.
II . . . . .	72	72	0 „
III . . . . .	72	63	15·2 „
IV . . . . .	74	60	18·8 „
V . . . . .	71	47	33·8 „
VI . . . . .	60	29	51·6 „
VII . . . . .	74	1	98·6 „
VIII . . . . .	65	0	100 „

c) Beobachtungen an einem 5jährigen, im Schatten befindlichen Zweige.

	Angelegte Nadelpaare	Vorhandene Nadelpaare	Abfall
I . . . . .	33	33	0 Proc.
II . . . . .	45	45	0 „

<sup>1</sup> Alle Zählungen wurden an dem Haupt- (Mittel-) Trieb eines Astes angestellt, nachdem zur Erleichterung der Arbeit die Axillartriebe entfernt wurden.

<sup>2</sup> Von der Anlage jedes Jahrestriebes an gerechnet.



	Angelegte Nadelpaare	Vorhandene Nadelpaare	Abfall
III . . . . .	45	39	13·3 Proc.
IV . . . . .	33	27	18·1 „
V . . . . .	46	0	100·0 „

## 2. *Pinus silvestris*.

Dauer der Nadeln 1—5 Jahre.

a) Beobachtungen an einem gut besonnten 5jährigen Triebe.

	Angelegte Nadeln	Vorhandene Nadeln	Abfall
I . . . . .	171	168	1·7 Proc.
II . . . . .	147	138	6·1 „
III . . . . .	204	87	57·3 „
IV . . . . .	156	21	86·5 „
V . . . . .	181	0	100·0 „

b) Beobachtung an einem 6jährigen beschatteten Triebe des-  
selben Baumes.

	Angelegte Nadeln	Vorhandene Nadeln	Abfall
I . . . . .	63	59	6·3 Proc.
II . . . . .	90	88	2·2 „
III . . . . .	71	57	19·7 „
IV . . . . .	96	63	34·3 „
V . . . . .	129	21	83·7 „
VI . . . . .	99	0	100·0 „

c) Beobachtung an einem 4jährigen Zweige eines stark im  
Schatten stehenden Astes.

	Angelegte Nadeln	Vorhandene Nadeln	Abfall
I . . . . .	129	36	72·0 Proc.
II . . . . .	84	27	67·8 „
III . . . . .	90	2	97·7 „
IV . . . . .	108	0	100·0 „

**3. *Abies excelsa.***

Dauer der Nadeln 2—9 Jahre.

**a) Beobachtungen an einem 8jährigen gut belichteten Zweige.**

	Angelegte Nadeln	Vorhandene Nadeln	Abfall
I . . . . .	180	180	0 Proc.
II . . . . .	135	134	0·7 „
III . . . . .	126	125	0·7 „
IV . . . . .	105	81	22·8 „
V . . . . .	75	33	56·0 „
VI . . . . .	123	33	73·1 „
VII . . . . .	74	14	81·0 „
VIII . . . . .	90	0	100 „

**4. *Taxus baccata.***

Dauer der Nadeln 1—4 Jahre.

**b) Beobachtungen an einem beschatteten 4jährigen Zweige.**

	Angelegte Nadeln	Vorhandene Nadeln	Abfall
I . . . . .	20	20	0 Proc.
II . . . . .	44	44	0 „
III . . . . .	44	33	25·0 „
IV . . . . .	38	0	100 „

**5. *Juniperus communis.***

Dauer der Nadeln 1—7 Jahre.

**c) Beobachtungen an einem gut belichteten 8jährigen Zweige**

	Angelegte Nadeln	Vorhandene Nadeln	Abfall
I . . . . .	30	30	0 Proc.
II . . . . .	30	15	50·0 „
III . . . . .	36	18	50·0 „
IV . . . . .	33	10	69·8 „
V . . . . .	36	5	86·1 „

	Angelegte Nadeln	Vorhandene Nadeln	Abfall
VI . . . . .	39 (?) <sup>1</sup>	4	89·7 Proc. ?
VII . . . . .	39 (?)	1	97·4 „ ?
VIII . . . . .	36 (?)	0	100 „

**6. *Thuja occidentalis*.** Hier erfolgt der Abfall der Blättchen mit grosser Regelmässigkeit. Die Blätter der 1jährigen Triebe sind völlig wohlerhalten, also grün, die der 2jährigen Triebe vergilbt. Von den 3jährigen Trieben an tritt eine Bräunung der Blättchen ein, und selbe fallen fast gleichzeitig von den 4-, 5- oder 6jährigen Trieben ab. An den gut belichteten Zweigen halten sich die Blättchen länger (5—6 Jahre) als an den beschatteten (gewöhnlich 4 Jahre). Nur ausnahmsweise vergilben auch Blättchen des 1jährigen Triebes und fallen schon im 3. Jahre ab.

Die Lebensdauer der Blätter wintergrüner Laubhölzer. Ich habe nur zwei derartige Gewächse in Bezug auf Laubfall zu untersuchen Gelegenheit gehabt, nämlich *Buxus sempervirens* und *Berberis aquifolium*. Die von mir untersuchten Exemplare der ersteren liessen an 1- und 2jährigen Trieben meist gar keinen Abfall erkennen. An einzelnen 1jährigen und 2jährigen Trieben bemerkte ich, namentlich an solchen, die nicht günstig beleuchtet waren, allerdings, dass einige, und zwar stets die zu unterst stehenden Blätter abgefallen waren. An gut belichteten 3jährigen Trieben standen nach Beendigung des herbstlichen Laubfalles stets noch mehrere grüne Blätter. Die 4jährigen Triebe waren durchwegs blattlos. An der Varietät mit ungefärbten Rändern sah ich aber noch an fünfjährigen Trieben manchmal gut erhaltene Blätter stehen. Bei *Berberis aquifolium* fand ich jedoch stets schon die 3jährigen Triebe völlig blattlos. An 1- und 2jährigen Trieben fehlten einige wenige Blätter.

Die vorstehenden Beobachtungen, welche ich später noch auswerthen werde, zeigen auf das deutlichste den grossen Einfluss der specifischen Organisation auf den Laubfall der Holzgewächse; auch bei diesen Gewächsen zeigt sich also, ähnlich wie bei den

---

<sup>1</sup> Die Zählung der angelegten Nadeln wird vom 7jährigen Triebe an hinab unsicher.

krautigen Pflanzen, je nach der Art der Pflanze, eine grosse Verschiedenheit in der Dauer des Blattes.

Der Einfluss der klimatischen Einflüsse auf die Verkürzung oder Verlängerung der Lebensdauer der Blätter strauch- und baumartiger Gewächse, also auch auf die Zeit des Eintrittes der Entlaubung, tritt am deutlichsten hervor, wenn man die Lebensdauer der Blätter eines und desselben Baumes unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen vergleicht, z. B. die lange Dauer der Blätter in südlichen, die kurze Dauer in nördlichen Gegenden, worüber H. v. Mohl <sup>1</sup> einige sehr instructive Fälle mitgetheilt hat, denen ich nur einige an *Ligustrum vulgare* angestellte Beobachtungen beifügen werde. Wie schon aus der (p. 471) mitgetheilten Tabelle hervorgeht, zeichnen sich die Blätter dieser Pflanzen durch lange Dauer aus. Dieses Gewächs ist nach v. Mohl in Italien den Winter über grün. Aber nicht nur jenseits der Alpen, auch diesseits ist dieser Strauch manchmal wintergrün. So hat mein geehrter College Prof. Grossbauer mir mitgetheilt, dass er *Ligustrum vulgare* auch im Karste wintergrün gesehen hat. An geschützten Stellen erhalten manche Zweige dieses Strauches auch im Gebiete des Wiener Waldes (z. B. in der Umgebung von Mariabrunn) ihre Blätter den Winter über frisch und grün.

## II. Beobachtungen über den Laubfall an krautigen Pflanzen.

Es wird gewöhnlich angenommen, dass krautige Gewächse keine Ablösung der Blätter, wie die Holzgewächse erkennen lassen. Es ist nun allerdings richtig, dass die grünen Blätter der überwiegenden Mehrzahl von krautigen Pflanzen am Stamme einfach vertrocknen, und die weiter unten folgenden Beobachtungen werden dies auch erklären. Die Blätter krautiger Gewächse sind verhältnissmässig wasserreich und transspiriren in Folge dieses und des weiteren Umstandes, dass ihre Epidermis leicht durchgänglich für Wasserdampf ist, sehr rasch; um so rascher, als die Gefässbündel dieser Blätter relativ arm an holzigen Elementen sind und mithin gerade jene Gewebsantheile, welche

---

<sup>1</sup> L. c. p. 12 und 15.



das Wasser durch die Organe der Pflanzen leiten, nur schwach entwickelt sind. Dem gegenüber stehen aber krautige Pflanzen, die in Bezug auf Transspiration und Wasserleitung ihrer Blätter den Holzpflanzen nahe stehen, also krautige Pflanzen mit starker Entwicklung des Stamm- und Blattgefässbündels und mit nicht starker Transspiration. Ich habe nun an derartigen Pflanzen eine Ablösung der grünen Blätter beobachtet, welche in allem und jedem mit dem Abfall der Blätter unserer Holzgewächse übereinstimmt. Ich beobachtete dies in diesem Herbste an den Blättern von *Amaranthus retroflexus*, *Melampyrum pratense*, *Balotta nigra*, *Urtica dioica* und *Euphorbia cyparissias*.

Führt man vor Eintritt der Ablösung der Blätter dieser Pflanzen radiale Längsschnitte durch den Blattstiel und den Stengel, so erkennt man deutlich eine aus mehreren Zelllagen bestehende Trennungsschichte, deren Zellen klein, dünnwandig, mit Plasma gefüllt sind, aber keine Stärkekörnchen führen. — Die Trennungsschichte besteht bei *Melampyrum pratense* blos aus 3—4, bei *Amaranthus retroflexus* aus 4—6 Zelllagen. Die Zellen der Trennungsschichte haben in beiden Fällen eine schwach gelbliche Färbung. An beiden Pflanzen hebt sich die Trennungsschichte durch ihre Kleinzelligkeit von den umliegenden Geweben ab. Innerhalb der Trennungsschichte erfolgt die Ablösung der Zellen bei allen genannten Pflanzen in jener Weise, wie ich es weiter unten beschreiben werde und zwar genau in der Art, wie bei allen Holzpflanzen.

### III. Veränderungen der Blätter vor dem Abfalle.

Die von den Stengeln der Holzgewächse sich ablösenden Blätter sind meist entweder gelb oder roth gefärbt. Blätter, welche dem Froste erliegen (sehr häufig an der Esche) zeigen meist eine tief schmutzibraune Farbe und unterscheiden sich von den vergilbten oder herbstlich gerötheten Blättern durch starke Vertrocknung. Während nämlich vergilbte oder geröthete Blätter mit zum grössten Theile unverletzten Zellen abfallen, sind die Zellen erfrorener Blätter häufig zerrissen, das Zellwasser steht dann in unmittelbarer Berührung mit der atmosphärischen Luft und so kömmt es zu einer raschen Eintrocknung der Gewebe solcher

Blätter. Aber auch ganz grüne Blätter können, wie sich herausstellen wird, abgeworfen werden, und zwar entweder durch Frost, oder ohne dass so niedere Temperaturen, welche Eisbildung in den Zellen veranlassen, auf das Blatt einwirkten. Ersteren Fall sah ich an *Aesculus hyppocastanum*, *Ailanthus glandulosa* u. a.; letzteren habe ich blos an einzelnen Blättern von *Lonicera sibirica* beobachtet. Die zuletztgenannten Blätter fielen normal ab, ohne jedes Zerreißen von Zellen in der Trennungsschichte. Es kam hier zu jenen unten näher zu schildernden, den Laubfall unmittelbar herbeiführenden chemischen Veränderungen im Blattgelenke, und zwar zu einer Zeit, in welcher die Degradation des Chlorophylls noch lange nicht vollzogen war. Ich habe keinen zweiten derartigen Fall in der Natur beobachtet; wohl aber sah ich im ablosut feuchten Raume die Blätter manchmal im grünen Zustande sich normal ablösen (vgl. hierüber weiter unten). Die normale, d. i. nicht durch Frost herbeigeführte Ablösung grüner Blätter scheint nur selten vorzukommen. Die durch Frost abgeworfenen grünen Blätter von *Ailanthus*, *Aesculus* u. s. w. verfallen vor der Ablösung nicht der bei Eschenblättern vorkommenden Bräunung und Austrocknung der Gewebe. Es liegt dies in der geringen mechanischen Verletzung der Gewebe dieser Blätter durch die Frostwirkung.

Vergilbte oder geröthete Blätter vertrocknen mehr oder weniger nach geschehener Ablösung und bräunen sich später, indem in den Membranen der Zellen die Bildung von Huminkörpern eintritt. Nach dem Verhalten der gebildeten Huminkörper gegen kohlensaure Alkalien, Oxalsäure und Salpetersäure zu schliessen, scheinen sich bei dieser Bräunung hauptsächlich Huminsäure und Ulminsäure gebildet zu haben.

Dieselben Veränderungen erfahren auch die Blätter krautartiger Gewächse, wenn sie durch eine Trennungsschichte von den Stengeln abgelöst werden.

Das Absterben des Blattes. Auf den ersten Blick möchte es scheinen, als ginge die Zerstörung des Chlorophylls der Blätter im Herbst ganz unregelmässig vor sich. Ich werde aber nachweisen, dass dieser Process, den wir wohl als Absterben des Blattes bezeichnen können, da nach der Degradation des Chlorophylls die vitalen Functionen des Blattes aufhören, sehr

regelmässig verläuft, was allerdings ohne genauere Prüfung nicht ersichtlich ist.

Manche Blätter beginnen an der Spitze zu vergilben: *Larix europaea*, *Ulmus campestris*, *U. suberosa*, die meisten *Salix*-Arten, *Philadelphus coronarius*, *Spiraea media*, *Daphne mezereum* u. s. w.

Die herbstliche Röthung beginnt an der Spitze: *Cornus sanguinea*, *Ribes aureum* u. s. w.

Röthung oder Vergilbung sind manchmal am Blattrande zuerst zu bemerken: *Carpinus betulus* (z. Th.), *Berberis sibirica*, *B. emarginata* u. s. w.

Die Blätter nachstehender Pflanzen scheinen an allen Stellen gleichzeitig zu vergilben: *Cercis siliquastrum*, *Calycanthus floridus*, *Celtis occidentalis*, *Broussonetia papyrifera*, *Syringa vulgaris*.

Noch möchte ich erwähnen, dass an den Blättern mancher Pflanzen (z. B. *Berberis*, *Betula*) kleine, gewissermassen von Gefässbündel völlig abgegrenzte Parenchympartien sich grün erhalten und in der vergilbten Masse des Blattes gleichsam als Inseln zurückbleiben.

Verfolgt man die Degradation des Chlorophylls der Blätter mikroskopisch und nimmt man hierbei auf die Gewebsvertheilung im Blatte Rücksicht, so kommt man unzweifelhaft zu dem Resultate, dass die den wasserzuführenden Geweben, also den Gefässbündeln zunächstgelegenen Parenchymzellen sich am längsten grün erhalten, hingegen die von diesen Geweben am entferntesten liegenden Parenchymmassen, besonders die an der Spitze und an den Rändern gelegenen, der Transpiration am stärksten unterworfenen Partien, am frühesten verfallen.

Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass an mechanisch verletzten Blättern — und solche kommen viel häufiger vor, als man gewöhnlich annimmt — sehr häufig von diesen Stellen aus die herbstliche Vergilbung oder Röthung ausgeht. Es steht dies mit der eben mitgetheilten Erfahrung keineswegs im Widerspruche. An den Wundstellen ist die Verdampfung oft sehr stark und nicht selten wurde hier auch die Wasserströmung im Blatte unterbrochen. Auch an solchen Stellen der Blätter, welche von anderen

Blättern längere Zeit überdeckt waren, beginnt häufig die Zerstörung des Chlorophylls.

Die völlige Vergilbung oder Röthung des Blattes ist noch kein Anzeichen dafür, dass es auch schon reif zum Abfalle ist. Rothe Blätter von *Ampelopsis hederacea* und *Cornus mas*, gelbe Blätter von *Syringa vulgaris*, *Liriodendron tulipifera*, *Philadelphus coronarius*, *Ribes alpinum* u. s. w. sitzen oft noch völlig fest. Zwischen der Degredation des Chlorophylls im Herbste und dem Abfalle der Blätter besteht eben kein unmittelbarer Zusammenhang.

Vergilbung und Röthung der Blätter im Herbste. Es ist schon von Treviranus<sup>1</sup> darauf hingewiesen worden, dass die Blätter bestimmter Gewächse im Herbste roth, die Blätter anderer gelb werden. Zu ersteren zählt er: *Prunus*, *Pyrus*, *Crataegus* und einige Arten von *Rhus*, *Cornus*, *Vitis*, *Berberis*; zu letzteren *Tilia*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Sambucus*, *Robinia*, *Platanus*, *Ginko*. Bei dem Umstande, dass zahlreiche Gewächse existiren, deren herbstliche Blätter sich blos gelb und nie roth färben, muss ich erwähnen, dass ich die Richtigkeit der von Treviranus gemachten eben genannten Beobachtungen bestätigen kann, bis auf die, welche sich auf *Ulmus* bezieht. Im hiesigen botanischen Garten stehen zahlreiche junge Ulmen (*Ulmus campestris* und *U. suberosa*), deren Blätter viel häufiger sich röthen als gelb färben.

Ausser den schon namhaft gemachten Holzpflanzen, deren Blätter sich im Herbste blos gelb färben, habe ich nachfolgende, derselben Kategorie angehörige, zu nennen: *Acer campestre*, *A. pseudoplatanus*, *Aesculus hippocastanum*, *A. macrostachya*, *Amorpha fruticosa*, *Calycanthus floridus*, *Castanea vesca*, *Celtis occidentalis*, *Cercis siliquastrum*, *Cytisus laburnum*, *Daphne mezereum*, *Jasminum humile*, *Liriodendron tulipifera*, *Lonicera tatarica*, *L. xylosteum*, *Philadelphus coronarius*, *Syringa vulgaris*.

Während ich nun zahlreiche Holzpflanzen namhaft machen konnte, deren Blätter sich ausschliesslich im Herbste gelb färben, kann ich keine einzige bezeichnen, deren Laub vor dem Abfalle

---

<sup>1</sup> Über den Wechsel des Grünen und Rothen in den Lebenssäften belebter Körper. Bot. Zeit. p. 281 ff.



blos Rothfärbung zeigen würde. Unter den Holzgewächsen, deren Blätter im Herbste Röthung zeigen, möchte ich zweierlei unterscheiden; erstens solche, welche, wie *Ampelopsis hederacea*, *Berberis*-Arten, *Rhus cotinus*, *typhinum* und *toxicodendron*, *Persica vulgaris*, *Viburnum opulus* und *lantana*, vorwiegend rothe Blätter im Herbste tragen, und solche, deren Blätter, gewöhnlich gelb werdend, nur selten eine rothe Färbung annehmen. Hiezu gehören: *Acer platanoides*, *Evonymus europaeus* und *verrucosus*, *Ulmus campestris* und *suberosa*. Unten den zuerst genannten nehmen zum mindesten die im tiefen Schatten stehenden eine gelbe Färbung an.

Die Rothfärbung verbreitet sich, dem Anseheine nach, meist ziemlich gleichmässig über die obere Fläche der Blätter. Doch habe ich auch zahlreiche Fälle beobachtet, in denen nur die Spitzen geröthet waren (*Evonymus verrucosus*), oder rothe, manehmal scharf abgegrenzte Flächen mitten in der grünen oder vergilbten Fläche des Blattes lagen. Blätter, welche die Rückseite dem Lichte zuwenden, erscheinen häufig an dieser und nicht an der Oberseite geröthet. Es ist dies ein Fall, welcher von Treviranus<sup>1</sup> an *Evonymus latifolius* constatirt, von mir an *Ulmus campestris* beobachtet wurde. Ich habe an zahlreichen Gewächsen auch die Beobachtung gemacht, dass ausschliesslich deren Blattstiele, und diese nur an der dem Lichte zugewendeten Stelle geröthet werden. Ich sah dies u. a. an *Acer platanoides* und *pseudoplatanus*, an *Ulmus campestris* und *U. suberosa*.

Es ist bekannt, dass der die herbstliche Färbung der Blätter bedingende rothe Farbstoff im Zellsafte gelöst ist, aus Chlorophyll entsteht und deshalb hauptsächlich seinen Sitz im Parenchym haben muss. Der rothe Farbstoff tritt aber in einigen Fällen, und in diesen zumeist in verdünnter Lösung auch in den Oberhautzellen auf. So habe ich denselben in der oberen Oberhaut der Ulmen- und Evonymus-Blätter, und in der unteren Oberhaut der Ampelopsis-Blätter nachgewiesen. — In den Blättern von *Ligustrum vulgare* tritt der rothe Farbstoff in dem der oberen Blattfläche zugewendeten Theil des Parenchyms auf, während die darunterliegenden Zellen noch unverändert sind, Chlorophyll

<sup>1</sup> L. c. p. 21 und Botan. Zeit. 1854 p. 785.

führen, und später meist vergilben. Die Zellen der oberen Blattfläche, welche die Träger des rothen Farbstoffes sind, haben eine cylindrische Gestalt, ihre Längsaxen stehen auf den Oberhautzellen senkrecht. Die darunter liegenden chlorophyllführenden Zellen sind hingegen runde Bläschen. (Vgl. Fig. 3.)

Der in den herbstlich gerötheten Blättern auftretende Farbstoff zeigt bestimmte Reactionen. Ist er nicht an und für sich schon intensiv roth gefärbt, so nimmt er durch Säuren eine lebhaftere Röthung an. Durch Alkalien wird er blau-grünlich bis smaragdgrün gefärbt. Dieser Farbstoff zeigt mithin genau dasselbe Verhalten wie der im Pflanzenreiche so häufig, besonders in Blüthen und Früchten auftretende Farbstoff, den man Cyanin oder Anthocyan genannt hat, und von dem ich schon früher<sup>1</sup> zeigte, dass er als solcher durch Alkalien nur gebläut wird, aber fast immer im Zellsafte mit einer durch Alkalien sich gelb färbenden Substanz (eisengrünender Gerbstoff) gemengt vorkommt, so dass sich die durch Alkalien in Zellsäften einstellende grüne Farbe als Mischfarbe aus Blau (Anthocyan) und Gelb (eisengrünender Gerbstoff) darstellt.

Auch an Nadelbäumen bemerkt man im Herbste manchmal mit freiem Auge eine Röthung der Blätter; z. B. an jungen Individuen von *Larix europaea* und *Pinus maritima* und an herangewachsenen Individuen von *Abies alba*. Die Röthung der Coniferennadeln ist aber mit der Röthung der Laubblätter nicht zu identificiren. Der Farbstoff hat an roth erscheinenden Nadeln seinen Sitz in der Zellwand und nicht im Zellinhalte; auch wird er durch Alkalien nicht grün oder blau, vielmehr noch stärker roth gefärbt, durch Säuren hingegen verändert er sich in der Richtung nach Gelb hin.

Die Intensität der herbstlichen Färbungen ist bekanntlich eine sehr verschiedene. Manche Blätter, wie z. B. die der Birke und Pappeln nehmen eine ziemlich intensiv gelbe Farbe an, während viele Blätter von *Syringa vulgaris* und *Evonymus verrucosus* fast weisslich werden. Weitere Angaben über Farbennuancen herbstlich veränderter Blätter halte ich für überflüssig.

---

<sup>1</sup> Beobachtungen über Gerb- und Farbstoffe in Blumenblättern. Botan. Zeitung. 1862. p. 389.

Es ist schon mehrfach darauf aufmerksam gemacht worden, dass das im Herbste sich bildende rothe Pigment nur unter dem Einflusse des Lichtes sich bildet; so von Murray<sup>1</sup> und Macaire<sup>2</sup>, in neuerer Zeit von Treviranus<sup>3</sup>. Es hat allerdings auf den ersten Blick etwas Bestechendes, dem Lichte auf die Bildung des rothen Farbstoffes der Pflanzen denselben Einfluss einzuräumen wie auf die Entstehung des Chlorophylls. Die rothe Farbe entsteht in der That nur an Stellen, welche, wie schon oben erwähnt, dem Lichte und zwar dem Sonnenlichte ausgesetzt sind. Nicht besonnte Blätter vergilben, wie ebenfalls oben schon gesagt wurde. Früchte, wie Äpfel, färben sich bekanntlich nur an der Sonnenseite roth. Ich habe ferner beobachtet, dass im ziemlichen Dunkel entwickelte Blüthen des Oleanders gar keine Röthung mehr zeigten, dass im Dunkel erblühte Herbstzeitlosen eine weisse Farbe annahmen, und dass dunkel gehaltene Früchte am *Juniperus communis* keinen Farbstoff entwickelten. Diese und ähnliche Beobachtungen, über die ich vielleicht später einmal ausführlicher berichten werde, bestimmen mich aber noch nicht, die rothe Herbstfarbe in dieselbe Beziehung zum Lichte zu stellen, wie das Chlorophyll. Ich muss nämlich erwähnen, dass ich an den Blättern mehrerer Holzgewächse die rothe Farbe unter bestimmten Verhältnissen auch im diffusen Lichte habe entstehen sehen. Ich habe an *Viburnum opulus* und *lantana* zu bestimmten Zwecken stellenweise die Rinde unterhalb der Blätter abgenommen, und habe gesehen, dass hier eine starke Röthung eintrat, während die Blätter, welche von unverletzter Rinde am Grunde umgeben waren, noch grün waren und später vergilbten oder sich rötheten. An *Köhlreuteria paniculata*, welche, so viel ich sehen konnte, nur gelb gefärbte Blätter im Herbste trägt, habe ich auf dieselbe Weise rothe Blätter erhalten, deren Farbstoff mit dem durch Säuren gerötheten Anthocyan übereinstimmte. Es würde mich hier zu weit führen, die Beziehungen des Lichtes zu dem rothen im Herbste entstehenden Farbstoff hier genauer zu verfolgen. Soviel geht jedoch aus den angeführten

---

<sup>1</sup> Opuscula I. p. 118.

<sup>2</sup> Mem. Genève. IV. p. 45.

<sup>3</sup> L. c. p. 281.

Beobachtungen hervor, dass die Abhängigkeit des Entstehens dieses Pigmentes vom Lichte noch keineswegs ausgemachte Sache ist.

Ausser der Degradation des Chlorophylls erfahren aber die Blätter im Herbste noch eine andere chemische Veränderung, welche, wie unten gezeigt werden wird, eine sehr wichtige Rolle beim Laubfalle spielt, ja die Ablösung der Blätter unmittelbar nach sich zieht. Die Blätter nehmen nämlich im Herbste vor dem Laubfalle eine stärkere saure Reaction an. Nimmt man gleiche Gewichtsmengen vergilbter und grüner Blätter derselben Art (ich verwendete: *Aesculus hippocastanum*, *Syringa vulgaris*, *Philadelphus coronarius*, *Ligustrum vulgare* u. s. w.), versetzt jede Menge für sich, nach möglichster Verkleinerung, mit gleichen Wassermengen, zerreibt das Gemenge sorgfältig und filtrirt dann, so kann man sich leicht überzeugen, dass das Extract der gelben Blätter blaues Lackmuspapier viel stärker als der Auszug der grünen Blätter röthet. In den gelben Blättern eine grössere Säuremenge anzunehmen als in den grünen, ist um so berechtigter, als die Wassergehalte grüner und vergilbter Blätter derselben Holzgewächse im Herbste nur wenig differiren. So führen z. B. grüne Blätter von *Syringa vulgaris* 68·7, vergilbte 66·6 Proc. Wasser. Nimmt man, um ganz sicher zu gehen, die Gewichtsmengen der grünen und gelben Blätter so, dass die Menge an Trockensubstanz in beiden Proben dieselbe ist, und titrirt man die Lösungen mit Kalilösung, so kann man mit aller Sicherheit nachweisen, dass die Menge an freien Säuren in den vergilbten Blättern eine grössere ist als in den grünen. Auch an herbstlich gerötheten Blättern kann man dieselbe Thatsache constatiren.

#### IV. Reihenfolge des Abfalles der Blätter von den Zweigen.

Verfolgt man die Folge der Ablösung des Laubes an einem Baume oder Strauche, so ergibt sich bei flüchtiger Beobachtung nur eine geringe Regelmässigkeit. Manchmal fallen die Blätter der oberen, manchmal die der unteren Zweige zuerst ab. Wohl aber ist es unzweifelhaft, dass die gut belichteten Blätter an einem und demselben Holzgewächse länger als die beschatteten desselben aushalten, eine Erscheinung, deren in den beiden



vorhergehenden Abschnitten bereits Erwähnung geschah. Wir sahen, dass die Vergilbung bei beschatteten Blättern früher als bei gut belichteten eintritt, und dass die Nadeln beschatteter Coniferenzweige meist früher als die gut besonnten abfallen.

Betrachtet man die Reihenfolge des Blattfalles an einzelnen, in der letzten Vegetationsperiode entstandenen, also an unmittelbar die Laubblätter tragenden Trieben, so erkennt man, einige unten zu erwähnende Ausnahmen abgerechnet, eine grosse Regelmässigkeit; es lösen sich nämlich zuerst die untersten, ältesten Blätter ab und so schreitet die Ablösung nach oben fort. Namentlich im Beginne der herbstlichen Entlaubung ist dieses Verhältniss ungemein klar ausgesprochen; später, wenn der Laubfall allgemeiner wird, besonders wenn starke Fröste das Abwerfen der Blätter begünstigen, verwischt sich diese Aufeinanderfolge der Entblätterung der jüngsten Zweige mehr oder weniger.

Die Ablösung der Coniferennadeln geht an jungen Trieben stets in der eben angegebenen Weise vor sich, sie erfolgt also am Zweige von unten nach oben. Aber an älteren, zwei- und mehrjährigen Trieben fallen fast ebenso häufig die obersten, von den Seitenästen stark beschatteten Nadeln ab. Diese Erscheinung fällt in ihrem Wesen mit der schon geschilderten frühen Entblätterung beschatteter Laubtriebe zusammen, und findet unten bei Betrachtung des Einflusses der Transpiration auf die Entlaubung ihre genügende Erklärung. Hier sei nur so viel bemerkt, dass unbesonnte, überhaupt schlecht beleuchtete Blätter weit schwächer als gut belichtete transspiriren, bei solchen (schlechtbeleuchteten) Blättern die Transpiration rasch sinkt, es hier alsbald zu einer Stagnation der Zellflüssigkeiten kommt, welche, wie wir später sehen werden, die Ablösung der Blätter herbeiführt.

An manchen Gewächsen bemerkt man beim raschen Sinken der Temperatur etwa bis zum Nullpunkt oder einige Grade darüber, dass die Blätter der Spitze des Triebes zuerst absterben. Ich habe dies an einzelnen Individuen von *Acer platanoides* und *pseudoplatanus*, von *Fraxinus excelsior*, *Aesculus hippocastanum*, *Tilia parvifolia*, *Periploca graeca* und *Morus alba* bemerkt. Bei raschem Sinken der Temperatur folgte dem Verwelken der Blätter rasch das Verwelken der Stengel und manchmal trockneten

solche Zweige sammt den Blättern völlig ein, sie gingen in derselben Weise zu Grunde, wie die meisten krautigen Gewächse. Man hat es hier mit einer Erscheinung zu thun, welche ich von dem Erfrieren krautiger Pflanzen bei Temperaturen über 0°, worüber Jul. Sachs<sup>1</sup> so interessante Mittheilungen machte, nicht zu unterscheiden vermag. Es scheinen bei diesen niederen Temperaturen die Blätter der genannten Pflanzen unter den genannten Verhältnissen, die Fähigkeit, Wasser den Geweben der Stengel zu entnehmen, verloren zu haben, transspiriren aber noch fort und verwelken also in Folge niederer Temperaturen. Wenn hingegen die Abkühlung auf die genannten Pflanzen nicht so rasch einwirkte, so lösten sich dann die Blätter ganz normal, d. i. mit einer Trennungsschichte, vom Stamm.

Schon aber wurde erwähnt, dass äussere Verletzungen die Blätter manchmal zur raschen Vergilbung bringen. Solche Blätter lösen sich verhältnissmässig frühzeitig vom Stamme ab und rufen also auch eine Störung in der Reihenfolge der Ablösung hervor. — Auch kleine, verkümmerte Blätter habe ich stets früher, als ihrer Anordnung am Zweige entsprechen würde, abfallen gesehen, muss aber gleich constatiren, dass die Saugkraft solcher Blätter eine geringere ist als die ihrer unteren Nachbarblätter.

Sieht man von den hier näher erläuterten Abweichungen ab, so ergibt sich als das normale Verhältniss die Ablösung der Blätter an den Trieben von unten hinauf. Prüft man nun die Wassergehalte der Blätter, und die Saugkraft der Blätter eines Zweiges vor dem Abfalle, so findet man, dass die Wassergehalte der Blätter von oben nach unten stetig abnehmen, und ebenso ihre, die Verdampfungsgeschwindigkeit bestimmende Saugkraft abnimmt.

Von mehreren gleichen Zweigen der *Syringa vulgaris* wurden am 22. September die obersten (völlig grünen), die mittleren und die untersten (völlig vergilbten) Blätter gesammelt, und von jeder Partie eine Wasserbestimmung gemacht, welche folgendes Resultat ergab:

---

<sup>1</sup> Bot. Zeit. 1860. p. 123 ff.

	Wassergehalt
Oberste Blätter der Zweige (grün) . . . . .	68·76 Proc.
Zunächst folgende Blätter . . . . .	68·12 „
„ „ „ . . . . .	67·24 „
Unterste Blätter (vergilbt) . . . . .	66·65 „

Je sechs oberste (grüne), mittlere und unterste (vergilbte) Blätter desselben Strauches, untereinander von gleichem Gewichte, wurden nach der unten auseinandergesetzten Methode, auf ihre Verdampfungsgeschwindigkeit geprüft. Es zeigte sich, dass bei gleicher Temperatur (12—17° C.), gleichen Beleuchtungsverhältnissen u. s. w. diese Blätter innerhalb 24 Stunden folgende Wassermengen abgaben:

	Verdampfte Wassermengen
Oberste Blätter der Zweige (grün) . . . . .	2·4 Cub. Cent.
Darauffolgende Blätter . . . . .	2·0 „ „
„ „ „ . . . . .	1·7 „ „
Unterste Blätter (vergilbt) . . . . .	1·1 „ „

Man sieht also, dass die Wassergehalte der Blätter eines Zweiges und deren Verdampfungsgeschwindigkeit in fester Beziehung zu der Vergilbung und dem Abfalle der Blätter stehen. Im normalen Entwicklungsgange erfolgt demgemäss die Ablösung der Blätter an den Zweigen von unten nach oben. Wenn nun bestimmte äussere Verhältnisse die Wassergehalte und die Transpiration einzelner Blätter vermindern, so kommen selbe gewissermassen ausserhalb der Reife zum Abfalle; es sind aber im Grunde genommen, genau dieselben Ursachen, welche hier wie dort die Loslösung der Blätter hervorbringen.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen werden die Trennungsschichten zuerst an den unteren und später erst an den oberen Blättern eines Zweiges angelegt.

An Langtrieben kann man die Entblätterung des Zweiges von unten nach oben hin leichter erkennen, als an Kurztrieben. Genau besehen fallen aber auch an letzteren zuerst die älteren und später erst die jüngeren Blätter ab, wie Beobachtungen an *Larix europaea*, *Gleditschia triacanthos*, *Caragana frutescens* *Berberis vulgaris* u. s. w. lehrten.

An Langtrieben der Lärche scheinen die Blätter, in deren Achseln Knospen angelegt wurden, sich länger als die übrigen grün zu erhalten.

An Fiederblättern, überhaupt an zusammengesetzten Blättern fallen in der Regel zuerst die Blättchen und dann erst der gemeinschaftliche Blattstiel ab, und zwar schreitet, wie an den Zweigen, die Ablösung von unten nach oben vor. An grösseren Fiederblättern (*Robinia*, *Gymnocladus*, *Gleditschia*) ist diese Aufeinanderfolge des Abfalles meist schärfer ausgeprägt, als an kleineren (*Caragana*), wo es zumeist ebenso häufig vorkommt, dass das ganze Fiederblatt, als der entblätterte gemeinschaftliche Blattstiel vom Stamme fällt.

#### V. Beziehung zwischen Transspiration und Laubfall.

Schneidet man Zweige von Holzgewächsen ab, und lässt man sie unter mittleren Feuchtigkeits- und Temperatursverhältnissen liegen, so trocknen sie ein, ohne dass die Blätter zur Ablösung kommen, und ohne dass sich eine Trennungsschicht bildet. Wenigstens habe ich diese Wahrnehmungen an zahlreichen Holzgewächsen gemacht, und alle hierauf untersuchten Holzpflanzen haben sich in gleicher Weise verhalten. Bei rascher Verdampfung, ohne dass ein Nachströmen von Wasser in die transspirirenden Organe erfolgte, verhalten sich die Holzgewächse wie gewöhnliche krautige Pflanzen; sie lassen nämlich keinen Abfall der Laubblätter erkennen.

Bringt man Zweige von Holzgewächsen mit festsitzenden Blättern, in denen aber die Trennungsschichten bereits angelegt sind, in einen mit Wasserdampf vollkommen gesättigten Raum, so fallen die Blätter, wenn auch nach verhältnissmässig langen Zeiträumen ab.

Diese beiden Beobachtungen deuten wohl schon darauf hin, dass die Herabsetzung der Wasserverdampfung einen sehr wichtigen Einfluss auf das Zustandekommen der Entlaubung ausüben muss, was die nachfolgenden Untersuchungen noch genauer zeigen werden.

# 1. Versuche mit dem Abfall von Blättern, nach Entfernung der Blattscheiben.

Ich habe an verschiedenen Holzgewächsen, je zwei Zweige gleicher Ausbildung ausgewählt, an den Blättern des einen die Blattscheiben völlig abgetragen, und mich durchgängig überzeugt, dass die Stiele früher abfielen, als die unverletzt gebliebenen Blätter der Vergleichszweige.

<u>Namen d. Pflanzen</u>	<u>Beginn des Versuches</u>	<u>Abfall des Stieles</u>	<u>Abfall der unverletzten Blätter</u>
<i>Ptelea trifoliata</i> . . .	16. Sept.	3. Oct.	24. Oct.
<i>Viburnum opulus</i> . . .	17. „	23. Sept.	14. „
<i>Viburnum lantana</i> . .	17. „	8. Oct.	20. „
<i>Staphylea pinnata</i> . .	17. „	10. „	18. „
<i>Celtis occidentalis</i> . .	17. „	3. „	20. „

Die Stiele fielen in allen Fällen normal, d. i. nach Bildung einer Trennungsschichte ab. Durch die dem Blattstiele beigebrachte Verletzung trat zuerst eine geringe — aber immerhin nachweisbare — Verminderung der Wassermenge des Blattstieles ein. Nach Vertrocknung des verwundeten Blattstielendes musste aber eine starke Herabsetzung der Transpiration des Stieles eintreten, da die Stiele weiter nicht merklich an Wasser verlieren, an eine stärkere Wasserzuleitung vom Stamme her nicht zu denken ist, da ja die Blattflächen abgetragen wurden. Die Thatsache, dass Blattstiele früher von den Stämmen fallen, als unter sonst gleichen Verhältnissen sich befindende Blätter derselben Art, ist ein Beweis mehr, dass Herabsetzung der Transpiration die Entlaubung der Holzgewächse stark beeinflusst.

## 2. Versuche mit entrindeten Stämmen.

Es ist wohl von vornherein wahrscheinlich, dass, so weit eine Wasserzufuhr zu in Entlaubung begriffenen Zweigen stattfindet, dieselbe durch den Holzkörper erfolgt. Der Versuch hat dies auch bestätigt. Beblätterte Zweige von Holzpflanzen der verschiedensten Art wurden abgeschnitten und am unteren Ende entweder von der Rinde befreit oder vom Holzkörper, stets aber in der Weise, dass die zurückgebliebenen Gewebe möglichst



geschont wurden. Alle Zweige, welche mit dem Holzkörper in Wasser getaucht wurden, blieben einige Zeit hindurch frisch und entlaubten sich später normal, d. i. nach vorausgegangener Bildung einer Trennungsschichte. Alle Zweige hingegen, welche mit dem Rindenkörper ins Wasser gestellt wurden, vertrockneten in kurzer Zeit; verhielten sich also wie abgeschnittene, dem Vertrocknen preisgegebene Zweige.

Nimmt man die Entrindung an den Bäumen vor, so findet man, dass, wenn nicht allzugrosse Strecken des Holzkörpers blossgelegt wurden, welcher Umstand natürlicherweise eine rasche Vertrocknung des Holzkörpers und sodann des ganzen Zweiges nach sich ziehen muss, eine Entblätterung solcher Zweige eintritt, die sich von jener an Vergleichszweigen derselben Baumart nur dadurch unterscheidet, dass sie um einige Tage früher eintritt.

Ich habe Zweige von *Ulmus campestris*, *Ptelea trifoliata*, *Juglans nigra*, *Celtis occidentalis*, *Viburnum opulus*, *V. lantana*, *Berberis vulgaris* etc. in einer Zeit, in welcher die Trennungsschichten noch nicht angelegt waren, in der Weise entrindet, dass ich die Zweige im normalen Verbande mit dem Strauche oder Baum belies, und nur an einigen etwa in der Mitte der Zweige stehenden Blättern die Stammrinde, rund um die Basis des Blattes herum, abtrug. Ich überzeugte mich, dass solche Blätter rasch etwas an Wasser abnahmen, ähnlich sowie die ihrer Blattflächen beraubten Blätter, wovon schon oben die Rede war, dass hierauf die Wassermengen sich nicht merklich verminderten, dass ferner an solchen Blättern die Trennungsschichten sich früher ausbildeten als an den übrigen intactgelassenen Blättern desselben Zweiges. Diese und einige schon früher angeführte Thatsachen, deuten wohl sehr bestimmt darauf hin, dass eine bestimmte Verminderung der Wassermenge des Blattes die Bildung der Trennungsschichten hervorruft. Es sei jetzt schon erwähnt, dass erst die Hemmung der Transpiration jene chemischen Veränderungen im Blatte zuwege bringt deren weitere Folge die Ablösung der Zellen in der Trennungsschichte ist, die aber wieder gleichbedeutend mit dem Abfalle ist.

Ich muss hier auf eine früher mitgetheilte Beobachtung zurückkommen. Blätter, an deren Basis die Rinde abgetragen wurde, röthten sich früher als die intactgebliebenen Blätter des-

selben Zweiges. Es ist wohl klar, dass diese auf einer chemischen Veränderung beruhende Röthung nicht durch eine blosse Wasserverminderung hervorgerufen werden kann. Die unmittelbare Folge der Entrindung der Zweige ist aber wohl nichts anderes als eine Verringerung der Wassermenge der betreffenden Blätter. Ich muss aber jetzt schon erwähnen, dass mit der Bildung der Trennungsschichte eine Veränderung in den Geweben der Blätter eintritt, welche eine Verminderung der Saugkraft der Blätter zur Folge hat. Da nun Blätter, an deren Grund die Stammrinde beseitigt wurde, wie schon erwähnt, verhältnissmässig schnell ihre Trennungsschichten ausbilden, in Folge dessen aber die Zuleitung des Wassers zu den Blättern mehr oder weniger gehemmt wird; so bleibt uns zur Erklärung der raschen Röthung bei Blättern, an deren Basis die Stammrinde entfernt wurde, noch immer die Hemmung der Saftbewegung über. Es werden aber einige der folgenden Beobachtungen lehren, dass die Hemmung der Saftbewegung im Blatte die chemischen Veränderungen hervorruft, die uns äusserlich als Röthung oder Vergilbung der Blätter entgetreten.

### 3. Versuche mit der Entlaubung abgeschnittener Zweige.

Abgeschnittene Zweige entlauben sich normal, wenn sie ins Wasser gestellt werden. Es kommt hier zur Bildung von Trennungsschichten. Immer habe ich aber die Beobachtung gemacht, dass an derartigen Zweigen die Entlaubung früher als an den noch an den Bäumen befindlichen Vergleichszweigen statthatte. Ich habe die Zweige, auf welche sich die in nachstehender Tabelle zusammengestellten Daten beziehen, von den Holzpflanzen abgeschnitten und stellte sie in mit Wasser gefüllten Gefässen in der Nähe der Vergleichszweige auf, so dass sie sich mit diesen unter gleichen äusseren Verhältnissen befanden.

a)

<u>Abgeschnittene Zweige von:</u>	<u>Beginn des Versuches</u>	<u>Abfall der Blätter</u>	<u>Abfall an den Vergleichs- zweigen</u>
<i>Ptelea trifoliata</i> . . .	16. Sept.	3.—5. Oct.	24. Oct.
<i>Viburnum opulus</i> . . .	17. „	24. Sept.	14. „

<u>Abgeschnittene Zweige von:</u>	<u>Beginn des Versuches</u>	<u>Abfall der Blätter</u>	<u>Abfall an den Vergleichs- zweigen</u>
<i>Viburnum lantana</i> . .	17. Sept.	25. Sept.	20. Oct.
<i>Celtis occidentalis</i> . .	17. „	4. Oct.	20. „
<i>Staphylea pinnata</i> . .	17. „	2.—7. „	18. „

Auch die Blattstiele fallen an abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Zweigen früher als an den noch am Baume befindlichen Zweigen ab, wie die nachstehenden Daten belegen:

b)

<u>Abgeschnittene Zweige von:</u>	<u>Beginn des Versuches</u>	<u>Abfall der Stiele</u>	<u>Abfall der Blätter</u>
<i>Ptelea trifoliata</i> . .	16. Sept.	30. Sept.	3.—5. Oct.
<i>Viburnum opulus</i> . .	17. „	21. „	24. Sept.
<i>Viburnum lantana</i> .	17. „	23. „	25. „
<i>Staphylea pinnata</i> .	17. „	30. Sept.—2. Oct.	2.—7. Oct.

Zahlreiche Beobachtungen an anderen Holzgewächsen haben genau dasselbe Resultat ergeben. Es entsteht nun zunächst die Frage, weshalb sich die Blätter an den Bäumen und Sträuchern länger erhalten als an abgeschnittenen Zweigen. Ich ging beim Studium dieser Frage von dem Gedanken aus, dass jene von rückwärts drückende Kraft, die sich Frühjahrs vor der Belaubung so mächtig manifestirt, auch in belaubten Zweigen thätig sei, und die durch Transpiration entweichenden Wassermengen der Holzgewächse steigert. Da eine solche vis a tergo an abgeschnittenen Zweigen nicht vorkömmt, so muss, die Richtigkeit meines Gedankens vorausgesetzt, an solchen Trieben, die unter sonst gleichen Verhältnissen verdampfte Wassermenge eine relativ geringere sein. Hier könnte also die den Laubfall beeinflussende Herabsetzung der Transpiration leichter als an den Zweigen der Bäume eintreten. Ersetze ich — so dachte ich weiter — an abgeschnittenen Zweigen diese physiologische vis a tergo durch eine künstliche Druckkraft, z. B. durch eine Quecksilbersäule, welche auf den Querschnitt eines in Wasser befindlichen abgeschnittenen Zweiges drückt, so muss nunmehr eine Verzö-

gerung in der Entlaubung eintreten. Meine Versuche haben dies bestätigt.

Ich nahm Zweige, deren Gesamtgewicht ich vor, und deren Blattgewichte ich nach Beendigung des Versuches bestimmte, und passte sie in durchbohrte Kautschukpfropfe luftdicht ein. Es wurde hierauf in eine *u*-förmig gebogene Glasröhre etwas Quecksilber hineingethan, ein Schenkel der Röhre mit Wasser gefüllt, und, nachdem in diesen mit Wasser gefüllten Schenkel der mit dem Versuchszweig versehene Propf luftdicht eingepasst wurde, in den anderen so viel Quecksilber, als es der Versuch verlangte, nachgefüllt. Die beiden Quecksilberniveaux liessen jeden Augenblick die Ermittlung der Höhe der Quecksilbersäule zu, welche auf dem Querschnitte lastete. Durch Markirung des Quecksilberstandes in jenem Schenkel des Gefässes, in welchem der Zweig befestiget war, konnte die Wassermenge, welche durch Verdampfung des Zweiges entwich, stets bestimmt werden.

Zur Bestimmung der transspirirten Wassermengen abgeschnittener, keiner Druckkraft unterworfenen Zweige bediente ich mich folgender einfacher Methode, welche, namentlich wenn es sich um die Durchführung grösserer Versuchsreihen handelt, sehr empfehlenswerth ist. Zweige von bestimmten Gewichten wurden in gewöhnlichen geräumigen Eprouvetten mit Wachs genau fixirt, so dass der sich darin befindliche, unter Wasser tauchende Stamm keine Verschiebung erleiden konnte. Die Flüssigkeitsoberfläche wurde mit einer Ölschichte bedeckt, so dass aus dem Gefäss das Wasser nur durch den Zweig entweichen konnte. Die Grenze zwischen Öl und Wasser wurde bei Beginn und nach Beendigung jedes Versuches durch Tusche markirt. Um nun die Wassermenge, welche im Versuche entwich, zu erfahren, entfernte ich die gesammte Flüssigkeit aus dem Gefässe, reinigte dasselbe nach Möglichkeit von anhängendem Öle, füllte das Gefäss bis zur unteren Marke und liess nun aus einer cubicirten Burette so viel Wasser zulaufen, bis die obere Marke erreicht wurde. Ich erwähne noch, dass ich den fixirten Zweig während der Messung des Wassers im Gefässe beliess, denn nur auf diese Weise war es möglich, die entwichene Wassermenge genügend genau zu ermitteln.

Ehe ich die Resultate meiner diesbezüglichen Messungen mittheile, muss ich erwähnen, dass ich in allen Versuchen mit Quecksilberdruck eine oft sehr bedeutende Verzögerung im Abfalle der Blätter gegenüber jenen abgeschnittenen Zweigen beobachtete, welche einfach in Wasser getaucht wurden. Die Differenz betrug einige Tage, ja in einigen Fällen einige Wochen. Zweige, an deren Blätter, wie Parallelversuche lehrten, die Trennungsschichten noch nicht angelegt waren, vertrockneten, zumeist, nachdem sie sich lange üppig erhalten hatten. Zweige hingegen, an welchen die Trennungsschichten schon ausgebildet waren, entblätterten sich stets ganz normal, aber verspätet.

Versuche mit abgeschnittenen Zweigen von  
*Maclura aurantiaca*.

Zweig <i>a</i> zur Prüfung der Was- serverdampfung	{	Gewicht der Blätter	4.28 Gr.
		Gewicht des Stammes	2.82 „
Zweig <i>b</i> , zur Prüfung der durch eine Druckkraft beschleunig- ten Wasserdampfung	{	Gewicht der Blätter	5.22 „
		Gewicht des Stammes	3.15 Gr.

Dauer des Versuchs	Temperatur	Transspirirte Wassermenge		Mittlere Höhe der Queck- silbersäule
		ohne Druck	mit Druck	
24 Stunden	14—18° C.	2.6 CC.	3.8	110 Mm.
24 „	12—15 „	2.4 „	3.3	80 „
24 „	13—16 „	2.4 „	3.7	60 „

Versuche mit abgeschnittenen Zweigen von  
*Berberis aquifolium*.

Zweig <i>a</i>	{	G. d. B. = 13.05
		G. d. St. = 9.25
Zweig <i>b</i>	{	G. d. B. = 14.87
		G. d. St. = 10.31



Dauer des Versuchs	Temperatur	Transspirirte Wassermenge		Mittlere Höhe der Quecksilbersäule
		ohne Druck	mit Druck	
24 Stunden	13—14° C.	5·4 CC.	7·0	70 Mm.
10 „ <sup>1</sup>	14—16 „	4·0 „	5·2	30 „
24 „	12—15 „	5·1 „	5·0	bis 4 „ <sup>2</sup>

Versuche mit abgeschnittenen Zweigen von  
*Buxus sempervirens*.

Zweig a	G. d. B. = 8·58
	G. d. St. = 2·96
Zweig b	G. d. B. = 9·17
	G. d. St. = 3·91

Dauer des Versuchs	Temperatur	Transspirirte Wassermenge		Mittlere Höhe der Quecksilbersäule
		ohne Druck	mit Druck	
10 Stunden <sup>1</sup>	14—16° C.	1·1 CC.	1·2	70 Mm.
24 „	13—14 „	2·1 „	2·4	60 „

Die vorstehenden Beobachtungen lehren nun in der That, dass eine von rückwärts drückende Kraft an abgeschnittenen Zweigen nicht nur eine Steigerung der Transspiration bedingt, sondern den Abfall der Blätter dieser Zweige verzögert. Es scheint mir unbedenklich, hieraus den Schluss abzuleiten, dass in den Stämmen der Bäume vor Beginn des Abfalles eine, die Transspiration steigernde Druckkraft vorhanden ist, welche lange Zeit hindurch die Ablösung der Blätter verzögert, und dass hierin der Grund zu suchen ist, warum die Blätter sich länger an den Bäumen als an abgeschnittenen, in Wasser gestellten Zweigen erhalten.

Aber die angeführten Daten lehren noch mehr. Sie zeigen nämlich, dass die durch die Druckkräfte hervorgerufene Steigerung der Transspirationsgrösse bei verschiedenen Gewächsen

<sup>1</sup> Bei Tage.

<sup>2</sup> Die Saugkraft der Gefässbündel hat hier sogar das Gewicht der Quecksilbersäule überwunden.

Schon diese Versuche zeigen, dass die Pflanzen mit raschem Abfall der Blätter bei sonst gleichen äusseren Verhältnissen mehr Wasser aushauchen als die Pflanzen mit spätem Abfalle.

Um dies noch deutlicher darlegen zu können, stellte ich eine neue Versuchsreihe mit denselben Holzgewächsen an, bestimmte aber nach Beendigung des Versuches das Lebendgewicht der Blätter jedes Versuchszweiges, und rechnete schliesslich die transspirirten Wassermengen auf 100 Gr. Lebendgewicht der Blätter und 24 Versuchsstunden um.

Versuchspflanze	Lebendgewicht der Blätter	100 Gr. Blätter verdampfen bei 7—12° C.
<i>Larix europaea</i> . . . . .	2·05 Gr.	86·9 CC.
<i>Carpinus betulus</i> . . . . .	1·91 "	56·7 "
<i>Liriodendron tulipifera</i> . . . . .	2·97 "	50·1 "
<i>Quercus robur</i> . . . . .	2·55 "	34·1 "
<i>Abies excelsa</i> . . . . .	2·83 "	27·0 "
<i>Berberis aquifolium</i> . . . . .	1·82 "	23·6 "

Nachdem ich die Thatsache feststellte, dass die sich schnell entlaubenden Holzgewächse bei gewöhnlicher Temperatur mehr Wasser aushauchen als die sich langsam entlaubenden, z. B. die wintergrünen Pflanzen, war ich zunächst darauf bedacht, den Einfluss der Temperatur auf die Transpirationsgrösse von Gewächsen verschieden rascher Entlaubung zu prüfen.

Ein etwa 9 Gr. schwerer, mit 9 Blättern besetzter Ast von *Celtis occidentalis* wurde nach der oben angegebenen Methode aufgestellt, bei verschiedenen Temperaturen belassen, und die hierbei entweichenden Wassermengen bestimmt. Ich erhielt folgende Ergebnisse:

Beobachtungszeit <sup>1</sup>				Stunden	Temperatur	Verd. Wasserm.
7. Oct.	5 U. N. M. bis	8. Oct.	8 U. V. M.	15	0·8—9·0° C.	0·4 CC.
8. "	8 U. V. M. "	8. "	10 U. V. M.	2	15—17 "	0·5 "
8. "	10 U. V. M. "	8. "	12 U. V. M.	2	11—15 "	0·3 "
8. "	12 U. V. M. "	8. "	4 U. N. M.	4	9—11 "	0·4 "
8. "	4 U. N. M. "	9. "	8 U. V. M.	16	0·6—8 "	0·3 "

<sup>1</sup> Die Zweige waren während des Versuches nie besonnt.

Um die verdampften Wassermengen vergleichbar zu machen, rechnete ich dieselben auf gleiche Zeiten (12 Stunden) und mittlere Temperaturen um.

Mittlere Temperatur	Verdampfte Wassermenge
4·3° C.	0·22 CC.
4·9    "	0·32   "
10·0   "	1·20   "
13·0   "	1·80   "
16·0   "	3·00   "

Diese Beobachtungen lehren, was übrigens schon von vornherein ziemlich wahrscheinlich ist, und auch schon mehrmals experimentell nachgewiesen wurde, dass mit dem Steigen der Temperatur die transspirirte Wassermenge zunimmt und umgekehrt. Ich wollte es aber nicht unterlassen, diese Thatsache nach der hier allgemein durchgeführten Methode neuerdings zu constatiren.

Die nun folgenden Daten lassen auf das bestimmteste erkennen, dass durch die Herabsetzung der Temperatur die Gewächse mit raschem Blattfall eine verhältnissmässig weitaus stärkere Verminderung der Verdampfung erfahren als die Pflanzen mit tragem Laubfall.

Versuchspflanze	Versuchsdauer	Temperatur	Verdampfte Wassermenge	Verdampfte Wassermenge auf 100 Gr. Lebendgew. der Blätter umgerechnet
<i>Larix europaea</i> . .	24 Stunden	0·9—5·8° C.	Spur <sup>1</sup>	0·3 CC.
<i>Carpinus betulus</i> .			0·4 CC.	11·2   "
<i>Liriodendron tulipifera</i> . . . . .			0·1   "	2·5   "
<i>Quercus robur</i> . . .			0·1   "	4·6   "
<i>Abies excelsa</i> . . .			0·1   "	5·5   "
<i>Berberis aquifolium</i> . . . . .			0·2   "	5·6   "

<sup>1</sup> Nach der Ablesung konnte man schliessen, dass nur eine Spur Wasser verdampfte, die sich der Messung entzog. Ich muss aber gleich

Die früher mitgetheilten Beobachtungen haben gezeigt, dass die Herabsetzung der Transspiration den Laubfall herbeiführt. Das Sinken der Temperatur begünstigt, nach den angeführten Daten, nur insoferne den Laubfall, als es die Transspiration vermindert. Da nun das Sinken der Temperatur die Transspiration sommergrüner Gewächse weitaus mehr verringert, als die Wasserverdunstung wintergrüner Pflanzen, so ist klar, warum diese im Herbste viel weniger Blätter verlieren, und die Blätter viel träger abwerfen, als jene.

Aber nicht nur das Sinken der Temperatur, auch andere äussere Momente vermindern die Transspiration der Gewächse, besonders verringerte Lichtmenge und gesteigerter Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre. Über den mächtigen Einfluss der Beleuchtung auf die Verdunstung ist schon von Sachs und anderen gebührend aufmerksam gemacht worden, so dass ich es für überflüssig halte, hierüber in dieser Arbeit noch abzuhandeln. Die Verringerung der Transspiration durch Steigerung der Feuchtigkeitsmenge und das gänzliche Aufhören der Wasserverdunstung im mit Wasserdampf völlig gesättigten Raume sind allgemein bekannte Thatsachen. Ich kann deshalb gleich übergehen zur Erörterung der Frage: Welche Veränderungen bringt die Herabsetzung der Transspiration im Blatte hervor, und welchen Einfluss nehmen diese Veränderungen auf die Ablösung der Blätter? Diese Frage findet ihre einfachste Lösung durch das Studium von Zweigen, welche in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume sich befinden.

---

bemerken, dass meine Methode der Bestimmung der Transspirationsgrösse auch eine Wägung des verdampften Wassers zulässt. Ich liess es aber bei der Messung bewenden, da die Genauigkeit, mit der ich die entwichenen Wassermengen bestimmen konnte, für meinen Zweck genügte. Die Wägung ergab, dass der Lärchenzweig 0.006 Gr. Wasser abgab.

## Versuche mit der Ablösung der Blätter im absolut feuchten Raume.

Diese Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt: Abgeschnittene Zweige der Versuchspflanzen wurden in geräumige Bechergläser so hineingethan, dass die abgeschnittenen Zweigenden der Öffnung zugekehrt waren und die Gläser hierauf mit dem Rande in mit Wasser halb gefüllte Porzellanschalen gestellt. Der Raum des Becherglases war in kurzem mit Wasserdampf gesättigt.

Es ist nun schon von vornherein klar, dass die in diesen Räumen befindlichen Zweige kein Wasser ausdunsten konnten, und ebenso sicher ist es, dass, da keine Druckkraft auf die in Wasser eingetauchten Querschnitte der Stämme wirkte, auch keine Flüssigkeit aus den Blättern austreten konnte. Die Blätter, welche während ihres Lebens an den Bäumen stets auf eine grössere oder geringere Wassermenge angewiesen waren, welche die Gewebe fast continuirlich durchsetzte, waren nunmehr dieses Transpirationswassers beraubt; bis auf die Diffusionsströme stagnirten nun die Flüssigkeitsmengen in den Zellen.

Es zeigte sich zunächst, dass viele von den Blättern der Versuchszweige abfielen, manche grün, andere nachdem sie vergilbten. Eine Röthung der Blätter vor dem Abfalle in diesen mit Wasserdampf gesättigten Räumen habe ich niemals beobachtet.

Es war mir sehr auffallend, dass viele Zweige sich ganz normal entblätterten, während Zweige derselben Art dies manchmal nicht zeigten. Ich erinnerte mich hierbei sogleich der oben mitgetheilten Wahrnehmung, dass zur Zeit der Entwicklung der Trennungsschichten die Wassergehalte der Blätter geringere sind, als vor Bildung derselben. Da nun im mit Wasserdampf gesättigten Raume den Blättern die Möglichkeit benommen war, Wasser abzugeben, so entstand in mir sogleich der Gedanke, dass in diesen mit Wasserdampf gesättigten Räumen sich vielleicht nur solche Blätter ablösen können, deren Trennungsschichten bereits angelegt sind. Die Beobachtung hat diese Voraussetzung bestätigt. Zweige von Bäumen und Sträuchern der verschiedensten Art, von denen ich mich durch vergleichende Untersuchungen überzeugte,



Die früher mitgetheilten Beobachtungen haben gezeigt, dass die Herabsetzung der Transspiration den Laubfall herbeiführt. Das Sinken der Temperatur begünstigt, nach den angeführten Daten, nur insoferne den Laubfall, als es die Transspiration vermindert. Da nun das Sinken der Temperatur die Transspiration sommergrüner Gewächse weitaus mehr verringert, als die Wasserverdunstung wintergrüner Pflanzen, so ist klar, warum diese im Herbste viel weniger Blätter verlieren, und die Blätter viel träger abwerfen, als jene.

Aber nicht nur das Sinken der Temperatur, auch andere äussere Momente vermindern die Transspiration der Gewächse, besonders verringerte Lichtmenge und gesteigerter Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre. Über den mächtigen Einfluss der Beleuchtung auf die Verdunstung ist schon von Sachs und anderen gebührend aufmerksam gemacht worden, so dass ich es für überflüssig halte, hierüber in dieser Arbeit noch abzuhandeln. Die Verringerung der Transspiration durch Steigerung der Feuchtigkeitsmenge und das gänzliche Aufhören der Wasserverdunstung im mit Wasserdampf völlig gesättigten Raume sind allgemein bekannte Thatsachen. Ich kann deshalb gleich übergehen zur Erörterung der Frage: Welche Veränderungen bringt die Herabsetzung der Transspiration im Blatte hervor, und welchen Einfluss nehmen diese Veränderungen auf die Ablösung der Blätter? Diese Frage findet ihre einfachste Lösung durch das Studium von Zweigen, welche in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume sich befinden.

---

bemerken, dass meine Methode der Bestimmung der Transspirationsgrösse auch eine Wägung des verdampften Wassers zulässt. Ich liess es aber bei der Messung bewenden, da die Genauigkeit, mit der ich die entwichenen Wassermengen bestimmen konnte, für meinen Zweck genügte. Die Wägung ergab, dass der Lärchenzweig 0.006 Gr. Wasser abgab.

## Versuche mit der Ablösung der Blätter im absolut feuchten Raume.

Diese Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt: Abgeschnittene Zweige der Versuchspflanzen wurden in geräumige Bechergläser so hineingethan, dass die abgeschnittenen Zweigenden der Öffnung zugekehrt waren und die Gläser hierauf mit dem Rande in mit Wasser halb gefüllte Porzellanschalen gestellt. Der Raum des Becherglases war in kurzem mit Wasserdampf gesättigt.

Es ist nun schon von vornherein klar, dass die in diesen Räumen befindlichen Zweige kein Wasser ausdunsten konnten, und ebenso sicher ist es, dass, da keine Druckkraft auf die in Wasser eingetauchten Querschnitte der Stämme wirkte, auch keine Flüssigkeit aus den Blättern austreten konnte. Die Blätter, welche während ihres Lebens an den Bäumen stets auf eine grössere oder geringere Wassermenge angewiesen waren, welche die Gewebe fast continuirlich durchsetzte, waren nunmehr dieses Transpirationswassers beraubt; bis auf die Diffusionsströme stagnirten nun die Flüssigkeitsmengen in den Zellen.

Es zeigte sich zunächst, dass viele von den Blättern der Versuchszweige abfielen, manche grün, andere nachdem sie vergilbten. Eine Röthung der Blätter vor dem Abfalle in diesen mit Wasserdampf gesättigten Räumen habe ich niemals beobachtet.

Es war mir sehr auffallend, dass viele Zweige sich ganz normal entblättern, während Zweige derselben Art dies manchmal nicht zeigten. Ich erinnerte mich hierbei sogleich der oben mitgetheilten Wahrnehmung, dass zur Zeit der Entwicklung der Trennungsschichten die Wassergehalte der Blätter geringere sind, als vor Bildung derselben. Da nun im mit Wasserdampf gesättigten Raume den Blättern die Möglichkeit benommen war, Wasser abzugeben, so entstand in mir sogleich der Gedanke, dass in diesen mit Wasserdampf gesättigten Räumen sich vielleicht nur solche Blätter ablösen können, deren Trennungsschichten bereits angelegt sind. Die Beobachtung hat diese Voraussetzung bestätigt. Zweige von Bäumen und Sträuchern der verschiedensten Art, von denen ich mich durch vergleichende Untersuchungen überzeugte,

dass die Trennungsschichten ihrer Blätter noch nicht angelangt waren, hielten sich allerdings lange frisch und grün in den feuchten Räumen. Nach einigen Wochen trat eine Fäulniss der saftigen Gewebe der Blätter ein; die Blätter liessen sich wohl leicht von den Stämmen ablösen, aber es kam hier niemals zur Anlage von Trennungsschichten. Zweige hingegen, deren Blätter bereits ausgebildete Trennungsschichten besaßen, die aber nichtsdestoweniger noch völlig fest mit den Stämmen verbunden waren, lösten sich ganz normal ab, d. i. die Ablösung der Blätter erfolgte in der Trennungsschichte, und zwar lösten sich innerhalb derselben die Zellen mit ganz unverletzten Membranen von einander ab. Diese Beobachtung zeigt ganz unzweideutig, dass die Herabsetzung, ja gänzliche Hemmung der Transpiration, deren Einfluss auf das Zustandekommen des Laubfalles eben genügend durch Thatsachen erhärtet wurde, keineswegs zur Bildung der Trennungsschichten führt, wohl aber bedingt, dass die Loslösung der Zellen innerhalb dieser Gewebsschichte erfolgt.

Beginn der Versuche: 17. September.

An den Blättern aller Versuchszweige waren die Trennungsschichten schon ausgebildet, oder doch wenigstens angelegt.

29. Sept.: Vergilbung der Blätter von *Staphylea pinnata*.

2. Oct.: Das unterste Blatt von *Ulmus campestris*, noch grün, löst sich ab.

3. „ : Das unterste Blatt von *Staphylea pinnata*, gelb, fiel ab.

4. „ : Die Blätter von *Celtis occidentalis* sämmtlich vergilbt.

5. „ : Alle Blätter von *Ulmus campestris*, noch grün, abgefallen.

5. „ : Alle Blätter von *Salix alba* vergilbt.

7. „ : Alle Blätter von *Staphylea pinnata*, vergilbt, abgefallen.

8. „ : Alle Blätter von *Celtis occidentalis*, vergilbt, abgefallen.

10. „ : Alle Blätter von *Salix alba*, vergilbt, abgefallen.

15. „ : Unterstes Blattpaar von *Syringa vulgaris*, grün, abgefallen.

18. „ : Alle Blätter von *Populus tremula*, grün, abgefallen.

20. „ : Alle Blätter von *Syringa vulgaris*, grün, abgefallen.

Sehr bemerkenswerth war mir die Thatsache, dass die Blätter im feuchten Raume sich erst dann ablösten, nachdem ihre Gewebe eine stark saure Reaction angenommen hatten. Namentlich zeigt die Ablösungsstelle der Blätter sehr deutlich dieses Verhalten; aber man kann auch sonst in den saftigen Geweben der Blätter die vermehrte Säurebildung constatiren. — Da wohl sehr oft beobachtet wurde, dass Säuren die Intercellularsubstanz zarter, besonders jugendlicher Gewebe zu lösen im Stande sind, so bildete ich mir die Vorstellung, dass die im Herbst gebildeten organischen Säuren dieselbe Wirkung ausüben, dass sie die Intercellularsubstanz der Zellen der Trennungsschichte lösen und hierdurch die Verbindung zwischen Stamm und Blatt lockern oder gar lösen. Um mich von der Richtigkeit meiner Voraussetzung zu überzeugen, habe ich Stengel mit noch fest anhaftenden Blattstielen, von den verschiedensten Holzgewächsen herrührend, nachdem ich mich überzeugte, dass die Trennungsschichten am Grunde der Blätter bereits ausgebildet waren, in Auflösungen organischer Säuren, aber auch in verdünnten Mineralsäuren, durch einige Tage macerirt, oder durch kurze Zeit darin gekocht. Das Resultat war in der That die normale Ablösung der Parenchym- und Cambiumzellen in der Trennungsschichte. Besonders gut gelang die Ablösung, wenn die Oberhaut der Stengel früher entfernt wurde. — Ich habe mich auch überzeugt, dass die im Herbst in den Blättern reichlich auftretenden organischen Säuren (vgl. oben p. 484) nicht nur in der Trennungsschichte, sondern auch an vielen Stellen des Parenchyms durch partielle Auflösung der Intercellularsubstanz Lockerungen hervorrufen. (S. Fig. 4, P.)

Durch die eben erfolgte Darlegung ist der Einfluss der gehemmten Transspiration auf das Zustandekommen der Ablösung der Blätter wohl genügend dargethan. Es ist nun wohl eine naheliegende Frage: in welcher Weise ist es zu erklären, dass die durch die gehemmte Transspiration hervorgerufene Stagnation der Zellsäfte zur Bildung organischer Säuren führt. Ich gestehe, dass ich zur Entscheidung dieser Frage keinerlei Versuche angestellt habe, und deshalb hierüber nur Vermuthungen aussprechen kann. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass die Hemmung der Wasserzufuhr zu den chlorophyllhaltigen Zellen des Blattes auch die Zufuhr der Kohlensäure aus dem Boden hemmt oder doch

beschränkt, und dass die in den Zellsäften suspendirte Kohlensäure, durch Gasdiffusion allmählig durch atmosphärischen Sauerstoff ersetzt wird, welcher von Chlorophyll, wie etwa von einer an der Luft stehenden Chlorophylllösung und wahrscheinlich auch anderen Körpern der Zelle absorhirt und zur Bildung organischer Säuren verwendet wird.

## VI. Veränderungen in den Geweben des Blattgrundes vor dem Abfalle.

Schon in der Einleitung wurde Mohl's Entdeckung der Trennungsschichte dargelegt. Es wurde ferner im Verlaufe meiner Auseinandersetzungen oftmals angeführt, dass die Ablösung der Blätter in dieser Schichte erfolgt.

Dass die Ablösung der Laubblätter — die Ablösung der Nadeln und der Kurztriebe der Coniferen habe ich bis jetzt noch nicht genügend erforscht — stets in der Trennungsschichte und selbst dann nicht in einer Korkschichte des Blattgrundes erfolgt, wenn eine solche angelegt wird; hievon habe ich mich an zahlreichen Zweigen von Bäumen der verschiedensten Art überzeugt. Schacht's im Eingange citirte Behauptung ist als völlig grundlos zurückzuweisen. — Eines der instructivsten Beispiele dafür, dass selbst bei deutlichster Ausbildung eines Periderms dennoch die Trennungsschichte die Ablösungsstelle des Blattes bildet, ist *Philadelphus coronarius*. Durchschneidet man Blattstiel und Stamm radial und mitten durch die Knospe hindurch, so wird man am Blattgrunde, knapp an der Knospe, das braune Periderm, und erst einige Zelllagen darüber die Trennungsschichte wahrnehmen (Fig. 2 *p, p', t*). Hebt man das Blatt, nachdem es zum Abfall reif geworden ist, vom Stamme ab, so erkennt man auf zarten, durch die Knospe geführten Längsschnitten sehr deutlich den Rest des Blattgrundes in Form einer Schuppe, welche an der inneren, d. i. der Knospe zugewendeten Seite, ein braunes Periderm, an der Aussenseite die zarten Zellen der Trennungsschichte zeigt (Fig. 2). — Kocht man Zweigstücke von *Philadelphus coronarius*, an denen noch Blattstiele fest haften, zur Zeit, wenn die Trennungsschichten bereits angelegt sind, aber die Blätter noch fest sitzen, in einer Auflösung von Oxalsäure, so lösen sich



die Blattstiele ab, und zwar, wie oben auseinandergesetzt wurde, an der natürlichen Trennungsschichte. Führt man nun durch die entblätterten Zweigstücke Längsschnitte, so erhält man genau dasselbe Bild, welches die Längsschnitte durch die Knospe ergeben haben; wieder sieht man den Rest des Blattgrundes in Form einer Schuppe, die innen verkorkt, aussen, also an der Ablösungsstelle, mit dem zarten Gewebe der Trennungsschichte bedeckt ist.

Ich habe hier noch jener Veränderungen Erwähnung zu thun, welche das Gefässbündel des Blattes vor dem Abfalle erleidet. Schon Eingangs ist erwähnt worden, dass ich v. Mohl's Behauptung, die Gefässbündel der Blätter blieben bis zum Abfalle intact, und werden schliesslich einfach abgebrochen, nicht zustimmen kann. Ich habe organische Veränderungen im Gefässbündel des Blattgrundes aufgefunden, welche zum Abfalle der Blätter in bestimmter Beziehung stehen. Durch Anfertigung von Querschnitten durch die Blattbasis kann man sich leicht überzeugen, dass die nach unten zu an allen Laubblättern sich theilenden Gefässbündel an Volumen abnehmen, indem ihre Querschnitte nach unten hin kleiner werden. Die grösste Verengung finde ich in jenem Abschnitte des Blattgelenkes, den die Trennungsschichte einnimmt. (Fig. 1.  $AA'A''$ .) In einigen Fällen bemerkte ich, dass das Gefässbündel des Blattes an dieser Stelle nur aus cambinalen Zellen bestand. Stets aber habe ich in dem herbstlich veränderten Blattgelenke nach dem Grunde hin eine Verminderung der Holzzellen, Bastzellen und Gefässe beobachtet. Hin und wieder bemerkte ich, dass das Gewebe der Trennungsschichte sich gewissermassen in das Gefässbündel hineindrängte, und noch vor der Ablösung des Blattes die Gefässe an dieser Stelle zerrissen waren. Stets hatte dann die Trennungsschichte eine beträchtliche Höhe, und es machte stets auf mich den Eindruck, als würde in diesen Fällen das Gefässbündel während des Höhenwachsthums der Trennungsschichte im Längenwachsthum zurückgeblieben und in Folge dessen das Zerreißen der Gefässe eingetreten sein.

Dass die Verminderung der festen, derben Elemente des Blattgefässbündels, gegen die Basis des Blattes zu, die Verbindung von Blatt und Stamm sehr lockern muss, ist einleuchtend; nach dem von mir Gesehenen zweifle ich nicht daran, dass nach

erfolgter Ablösung der Parenchymzellen der Trennungsschichte die Cambiumzellen und die weniger verholzten Elemente des Gefässbündelendes nicht mehr die Fähigkeit haben, eine feste Verbindung zwischen Stamm und Blatt noch weiter herzustellen, glaube vielmehr, dass dann selbst ganz leise Erschütterungen schon die Ablösung der Blätter hervorrufen. Heftige Erschütterungen, Windstöße u. s. w. können die Blätter zum Abfalle bringen, wenn der Ablösungsprocess in der Trennungsschichte noch nicht vollendet ist. Nur so ist es zu erklären, warum Blätter, die vom Baume fielen, oft aussehen, als wären die Blattgefässbündel abgerissen oder abgebrochen. — Ich kann nicht unerwähnt lassen, dass ich oft eine Ablösung der Cambiumzellen des Gefässbündels im Bereiche der Trennungsschichte beobachtet habe, welche dem Ablösungsprocesse der Parenchymzellen völlig gleich.

Die angeführten Beobachtungen lehren, dass auch im Gefässbündel der Blätter vor dem Abfalle Veränderungen statthaben, welche die unmittelbare Abtrennung der Blätter begünstigen. Aber diese Veränderungen sind derart, dass sie auch indirect auf den Ablösungsprocess der Blätter wirken. Die Verminderung der verholzten Antheile des Gefässbündels im Blattgrunde vor Eintritt des Laubfalles verringert, wie ich mich durch zahlreiche Versuche überzeugt habe, die Saugkraft des Blattes. Schon oben wurde eine Versuchsreihe aufgeführt (p. 487), aus welcher hervorgeht, dass grüne Blätter stärker saugen, als vergilbende Blätter derselben Art. Es liegt dies z. Th. in der Ausbildung der Gefässbündel. Schneidet man die Blattstiele solcher in Folge der genannten herbstlichen Veränderungen der Gefässbündel schlecht saugender Blätter einige Millimeter über dem Blattgrund durch, so steigt, wenn man die Stiele in Wasser tauchen lässt, wieder ihr Saugungsvermögen.

## VII. Die Ablösung der Blätter durch Frost.

Wenn die Temperatur zur Zeit des Abfalles nicht unter Null fällt, so erfolgt die Ablösung, wie oben erörtert wurde, dadurch, dass die im Blatte entstehenden organischen Säuren die Inter-cellularsubstanz der Zellen der Trennungsschichte partiell auflö-

sen, wodurch die Zellen mit unverletzten Membranen sich von einander abheben. Die hier den Laubfall unmittelbar nach sich ziehende Ursache ist eine rein chemische.

Die durch die Frostwirkung erfolgte Abtrennung der Blätter vom Stamme ist hingegen eine rein mechanische. Schon oben (p. 468) wurde angeführt, dass H. v. Mohl beim Abwerfen der Blätter nach vorhergegangenen Froste, ein durch Eisbildung in den Zellen der Trennungsschichte bedingtes Zerreißen der Zellmembranen beobachtet hat. Er sah aber, dass die durch die Frostwirkung entstandene Trennungsfläche theils aus zerrissenen, theils aus unverletzten Zellen bestand. Diese Verschiedenheit erklärt H. v. Mohl dadurch, dass er annimmt, die Frostwirkung trat hier ein, nachdem das Blatt schon in Ablösung begriffen war. Ich muss dieser Erklärung vollkommen zustimmen, und will nur noch hinzufügen, dass an solchen Blättern, welche wohl eine vollkommen ausgebildete Trennungsschichte besitzen, in der es aber noch nicht zur Ablösung gekommen ist, durch künstliche Einleitung des Gefrierens Eisbildung in den Zellen der Trennungsschichte eintritt. Nach dem Aufthauen kann man mikroskopisch nachweisen, dass eine Zerreißung, und an keiner Stelle eine glatte Ablösung der Zellen eingetreten ist. Sehr oft habe ich beobachtet, dass ein einmaliges Frieren und das darauffolgende Aufthauen noch nicht genügt, die Trennungsschichte zu zerreißen, wohl aber eine mehrmalige Frostwirkung.

Während der Ablösung der Blätter durch Frostwirkung treten aber nicht nur in dem parenchymatischen Antheile der Trennungsschichte, sondern auch in dem Gefässbündelantheile derselben gewaltsame mechanische Veränderungen ein. Wenn das Gefässbündel des Blattes auch noch nicht jenen oben geschilderten Grad von Ausbildung erlangt hat, welcher unmittelbar der Ablösung des Blattes vorausgeht, so kann das betreffende Blatt nichtsdestoweniger durch Frost abgeworfen werden. Die Gefässbündel von Blättern, welche durch Frost abgeworfen wurden, sind einfach abgerissen. Es scheint mir, als würden die durch den Temperaturswechsel nothwendigerweise stattfindenden Volumsänderungen der Gewebe des Blattgrundes die mechanische Los-trennung des Gefässbündels in oder in der Nähe der Trennungsschichte genügend erklären.

### VIII. Resultate.

Die im Vorhergegangenen mitgetheilten Untersuchungen über das Zustandekommen der herbstlichen Entlaubung der Holzgewächse haben folgende Resultate ergeben.

Die Loslösung der Blätter erfolgt in einer im Spätsommer oder im Herbste angelegten und ausgebildeten Gewebsschichte, und zwar in der von H. v. Mohl entdeckten Trennungsschichte. Die im Spätsommer oder im Herbste eintretende Verminderung der Wassermenge des Blattes disponirt eine im Blatte vorhandene, aus fortpflanzungsfähigen Zellen bestehende Parenchymschichte zur neuerlichen Production von Zellen, zur Bildung der Trennungsschichte.

Die Herabsetzung oder gänzliche Hemmung der Transspiration im Herbste, hervorgerufen durch Erniedrigung der Temperatur, verminderte Lichtwirkung, Verminderung der Saugkraft des Blattes in Folge bestimmter Veränderungen im Gefässbündel des Blattes u. s. w., bringt eine Stagnation des flüssigen Inhaltes der Zellen hervor, deren weitere Folge das Entstehen von reichlichen Mengen organischer Säuren ist, welche die Intercellularsubstanz der Zellen der Trennungsschichte (und noch anderer Zellen des Blattes) auflösen, wodurch die Zellen der genannten Gewebsschichte (und anderer Gewebspartien) sich theilweise, stets aber mit unverletzten Membranen, von einander abheben, und so die Ablösung des Blattes vom Stamme unmittelbar hervorrufen.

Auch an manchen krautigen Pflanzen, welche in der Gefässbündelentwicklung und in den Transspirationsverhältnissen mit den Holzgewächsen übereinstimmen, tritt eine mit dem herbstlichen Laubfall gleichzustellende Ablösung der Blätter ein. Der Unterschied zwischen krautigen und Holzgewächsen liegt in Transspirationsunterschieden, die selbst wieder durch die Masse der Gefässbündelgewebe im Vergleiche zur Masse der übrigen Gewebe des Blattes bedingt werden.

Holzpflanzen mit leicht abfallendem Laube (die meisten sommergrünen Gewächse) transspiriren bei mittlerer Temperatur stärker als Holzgewächse mit schwer abfallendem Laube (z. B. die wintergrünen Gewächse). Beim Sinken der Temperatur vermindert sich die Menge des verdampfenden Wassers bei den

ersteren viel mehr als bei den letzteren. Hauptsächlich aus diesem Grunde fallen die Blätter der ersteren früher als die der letzteren ab.

Die Abhandlung enthält zahlreiche Daten über das Absterben des Blattes,

ferner über die Lebensdauer der Blätter sommergrüner und wintergrüner Gewächse.

Diese Arbeit wurde im Herbste 1871 im pflanzenphysiologischen Laboratorium der k. k. Forstakademie Mariabrunn ausgeführt.

---



## Erklärung der Figuren.

---

- Fig. 1. Vergr.  $\frac{15}{1}$ , halbschematisch. Längsdurchschnitt durch einen Zweig von *Philadelphus coronarius* vor dem Abfalle des Blattes. *S* Stamm, *B* unteres Ende des Blattstieles, *g* Gefäßbündel des Blattes, *k* Blattknospe, *p*, *p'* Periderm des Blattes, *p''*, *p'''* Periderm des Stammes, *T* Trennungsschichte, *r*, *r'* Rindenparenchym, *g'* Gefäßbündel, *m* Mark des Stammes, *A* Querschnitte durch den Blattstiel, über der Trennungsschichte, *A'*, *A''* mitten durch die Trennungsschichte,  $\gamma$ ,  $\gamma$ ,  $\gamma$  Blattgefäßbündel, *t*, *t* Trennungsschichte, *D* Durchbruchsstelle der Laubknospe.
- Fig. 2. Vergr.  $\frac{50}{1}$ . Querschnitt durch den Stamm und die Laubknospe von *Philadelphus coronarius* nach dem Abfall des Blattes. *SS* Stamm, *k* Knospe, *T* Tegument der Knospe, bestehend aus dem nach dem Blattabfalle zurückgebliebenen unteren Theile des Blattstieles, *p*, *p'* Periderm (identisch mit *p*, *p'* der Fig. 1). *t* Trennungsschichte, Parenchymgewebe, *g* Gefäßbündel des Teguments, *L* chlorophyllfreies, *C* chlorophyllführendes Parenchym des Stammes, *GG* Gefäßbündel des Stammes.
- Fig. 3. Vergr.  $\frac{350}{1}$ . Querschnitt durch einen Theil des Blattes von *Ligustrum vulgare*. *E* obere, *e* untere Oberhaut, *p* cylindrische, mit rothem Zellsaft gefüllte Parenchymzellen, *p'* chlorophyllführendes Parenchym, *c* Reste von Chlorophyll, *oo* farbstoffführende Zellen der unteren Oberhaut.
- Fig. 4. Vergr. 300. Trennungsschichte und umliegende Gewebe des Blattes von *Syringa vulgaris*. *tt* Trennungsschichte, *a* abgelöste Zellen derselben, *e* Epidermis des Blattstieles, *C* Collenchymgewebe, *P* Parenchym, theilweise aus zerfallenden Zellen bestehend, *p* Periderm des Stammes, *C'* Collenchym, *P'* Parenchym der Stammrinde.
-